FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

Bought
A. M. N. H.
1933

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

89.06 (43) K
ex

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR
PROFESSOR IN HEIDELBERG.

VIERUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 19 TAFELN UND 98 FIGUREN IM TEXT.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1896.

1 05.21186. Aug 18.

Inhalt des vierundzwanzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 16. Juni 1896.

Seite

Zur Morphologie des Fußskelettes. Von S. P. Lazarus. (Mit 31 Fig. im Text.) 1

Kleinere Mittheilungen über Korallen. (10. Zwischenknospung bei recenten Korallen. 11. Knospung von Favia cavernosa Forsk.) Von G. v. Koch. (Mit 8 Fig. im Text.) 167

Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten. Von R. Heymons. (Mit Taf. I.) 178

Zur Systematik der Rückenmuskeln. Von C. Gegenbaur 205

Zweites Heft.

Ausgegeben am 18. August 1896.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. Von C. K. Hoffmann. (Mit Taf. II—V.) 209

Die Umbildungen an den Gliedmaßen der Fische. Von O. Thilo. (Mit Taf. VI—IX u. 7 Fig. im Text.) 287

Besprechung:

Fr. Maurer, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge 356

Drittes Heft.

Ausgegeben am 20. Oktober 1896.

Über Variabilität und Wachsthum des embryonalen Körpers. Von A. Fischel. (Mit Taf. X u. 10 Fig. im Text.) 369

Zur Morphologie der Dammmuskulatur. Von H. Eggeling. (Mit Taf. XI bis XII u. 10 Fig. im Text.) 405

Viertes Heft.

Ausgegeben am 11. December 1896.

Seite

Zur Morphologie der Dammmuskulatur. (Schluss.) Von H. Eggeling . . . 511

Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. (Zweite Fortsetzung der »Theorie des Mesoderms«.) Von C. Rabl. (Mit Taf. XIII—XIX u. 32 Fig. im Text.) 632

Zur Morphologie der Dammmuskulatur. Ein Nachtrag. Von H. Eggeling 768

Zur Morphologie des Fufsskelettes.

Von

Siegfried Paul Lazarus.

Mit 31 Figuren im Text.

Vorliegende Arbeit gliedert sich in zwei Hauptabschnitte. Der erste hat zur Aufgabe, die Darstellung der Formen des menschlichen Fußskelettes, ihrer Entwicklung, ihrer Ausbildung und ihrer Beziehungen zu niederen Zuständen.

Der zweite behandelt die Dimensionen des Fußskelettes und seiner einzelnen Theile bei Primaten und beim Menschen während der uterinen und extra-uterinen Entwicklung bis zum Wachsthumsende. —

Mit Recht wird der Fuß neben dem mächtig ausgebildeten Gehirne als das Hauptcharakteristikum des menschlichen Typus angesehen. Während bei den Primaten sowohl die obere wie auch die untere Extremität in sich die groben Funktionen der Hand und des Fußes vereinigen, während bei ihnen die Hand auch zum Gehen und der Fuß auch zum Greifen verwendet wird, ist beim Menschen eine totale Isolirung dieser Funktionen eingetreten. Diese vollkommene Scheidung der Funktionen bewirkt eine vollendete Ausbildung der betreffenden Formen: der Hand als ausschließliches Greiforgan, des Fußes als ausschließliches Stütz- und Bewegungsorgan des Körpers. Durch diese Fähigkeit des Fußes, den aufrechten Körper mit Leichtigkeit tragen und fortbewegen zu können, wird erst der Hand die volle Freiheit der Bewegungen gegeben und sie indirekt zu jener idealen Höhe der Leistungen erhoben, welche für den Menschen charakteristisch ist.

Der Affen- und der Menschenfuß sind zwar nach den gleichen allgemeinen Principien gebaut, doch sind im Besonderen bedeutungsvolle Formänderungen eingetreten, die als ein Produkt der

Funktionsänderung anzusehen sind. In Folge der erhöhten Inanspruchnahme als Stützapparat und nicht mehr als Greifapparat hat das Fußskelet in seinem Aufbau, in der Form und Lagerung seiner einzelnen Theile eine Modifikation erfahren, die als ein bedeutender Unterschied gegenüber den Anthropomorphen aufgefasst werden muss. Er ist »Stützfuß« gegenüber dem »Greiffuß« der letzteren.

Es entsteht nun die Frage, ob dieser Unterschied auch in frühen Epochen der menschlichen Entwicklung in dem gleichen Grade existirt wie beim Erwachsenen, oder ob sich vielleicht in früheren Bildungsphasen vorübergehend Stadien finden, die auf eine Verwandtschaft zu niederen Zuständen hinweisen.

Einen Beitrag zur Lösung dieser Frage zu liefern, ist die Aufgabe vorliegender Publikation.

Indem wir nun in den ersten Abschnitt derselben eingehen, werden wir entwickelnd und [illegible]hend zu bedeutungsvollen Zuständen gelangen, in denen [illegible] mehr Unterschiede erl[illegible]hen, dagegen immer mehr Ähnlichkeiten des Menschen mit den Anthropomorphen hervortreten.

A.

Die Formentwicklung des menschlichen Fußskelettes, speciell des Sprung- und Fersenbeins und die Beziehungen zu niederen Zuständen.

Dieser Untersuchung wurden mehr als hundert Objekte unterzogen, die sämmtlich aus dem Heidelberger anatomischen Institut stammen. Beim Menschen begann die Untersuchung in frühen Embryonalstadien (Fußlänge = 5 mm) und wurde durch die fetale[1] und postfetale Entwicklungszeit bis zur Vollendung des Wachsthums (Fußlänge = 229 mm) fortgeführt.

Aus der Thierreihe wurden gleichfalls recht viele Objekte untersucht, von diesen specieller:

Dasyurus Maugei, Phascolomys fossor, Phascolomys Wombat, Lemur macaco, Semnopithecus leucoprymnus, Cynocephalus Babuin, Cynocephalus anubis ♂, Orang Utan, Hylobates concolor, Gorilla-Männchen und Weibchen. —

Ergänzt wurde diese Untersuchung durch zahlreiche Beobachtungen, die ich in zwölf anatomischen Museen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz zu sammeln Gelegenheit hatte und die an passender Stelle namentlich angeführt werden.

[1] S. Anmerkung pag. 12.

I.

Das Sprungbein

ist ein Knochen von allergrößter Bedeutung für den Bau und Mechanismus des Fußskelettes. Es bildet den Scheitel des sagittalen Fußgewölbes und überträgt auf dasselbe die ganze Last des aufrechten Körpers. Es liegt wie ein knöchernes Verbindungsglied von großen Dimensionen zwischen dem Unterschenkel und dem übrigen Fuß und bildet nach oben wie nach unten den Vermittler verschiedener Bewegungsrichtungen; nach oben: der Hauptbewegung des Fußes, der Plantar- und Dorsalflexion, nach unten: vorzüglich der Pronation und Supination. Am Sprungbein inserirt keine Sehne; nur durch Bandmassen und Knochenvorsprünge wird es in seiner Lage festgehalten. Es liegt inne[illegible]es Hohlraumes, dessen Wandung theils aus Knochen, theils au[illegible]'massen zusammengesetzt wird. De[illegible]nöcherne Theil wird gebildet einerseits von der Tibia und Fibula, die den Talus von oben her umfassen, andererseits von dem Fersen- und Kahnbein, welche die untere, beziehungsweise die vordere Wandung darstellen[1]. Der übrige Theil dieses Hohlraumes wird durch Bandmassen abgeschlossen (Sprunggelenkkapsel sammt Verstärkungsbändern, Ligamentum calcaneo-naviculare plantare et interosseum, Ligamentum talo-calcaneum interosseum). — Zwei Drittel der Oberfläche des Talus sind überknorpelt. Das Sprungbein artikulirt in der Regel mit vier Knochen durch sieben oder sechs Facetten; zwei davon sind für die Tibia bestimmt, je eine für den Malleolus fibulae und das Kahnbein, und drei beziehungsweise zwei (falls die Gelenkflächen auf dem Sustentaculum tali und auf dem Processus anterior calcanei konfluirt sind) fürs Fersenbein. Das Caput tali trägt ferner eine Facette zur Artikulation mit dem Ligamentum calcaneo-naviculare plantare, welches knorplige (mitunter auch verknöcherte) Bestandtheile enthält.

Seit Alters her unterscheidet man am Sprungbein einen Körper, einen Hals und Kopf. Der Körper ist der Träger der Talusrolle, die in der Gabel der Unterschenkelknochen artikulirt und die Hauptbewegung des Fußes: die Plantarflexion (Streckung) und die Dorsalflexion (Beugung) vermittelt.

---

[1] Bei einem Eingeborenen der Philippinen fand ich das Würfelbein mit dem Sprungbeinkopfe artikulirend (cf. pag. 84).

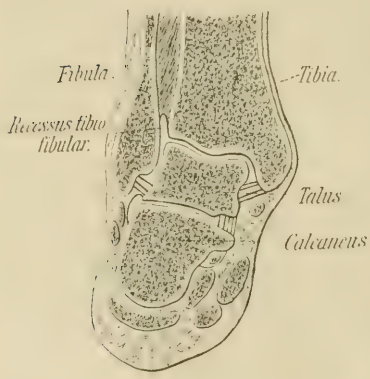
Die Lage der Talusrolle.

Die Rolle des Sprungbeins liegt beim Erwachsenen durchaus nicht in allen Fällen rein horizontal, sondern sehr häufig schräg: der äußere Rollenrand steht höher als der innere. Dieses Verhalten ist ein Überrest der embryonalen ursprünglichen Form (wird pag. 9 näher ausgeführt).

Beistehende Figur stellt einen Frontalschnitt durchs Talocruralgelenk eines normalen Fußes eines Erwachsenen dar.

Fällt man von der äußeren wie von der inneren Rollenecke Senkrechte auf die in der Mitte errichtete Schwerlinie, so wird der Höhenunterschied der beiden Rollenränder klar ersichtlich. Der laterale Rollenrand steht höher als der mediale; die Höhendifferenz erlaubt von einem Gefälle der Talusrolle zu sprechen. Sie kann beim Erwachsenen bis 5 mm betragen. Neigt man das Objekt so lange nach außen, bis die beiden Rollenecken in einer Horizontalen liegen, so erfordert dies eine Neigung des Unterschenkels, so dass dessen Achse mit der Schwerlinie einen Winkel bis zu 15° einschließen kann. Ein Theil dieser Auswärtsneigung findet in der That statt. Die Beinachse schließt im normalen Stande mit der Schwerlinie einen Winkel von ca. 7° ein. Auch am exartikulirten Fuß, der auf ebener Unterlage normal postirt ist, kann man sich oft von dieser Schiefstellung der Rolle überzeugen; legt man ein Lineal oder dergleichen senkrecht auf dieselbe, so dass beide Rollenränder genau berührt werden, dann liegt die Verbindungslinie der beiden Rollenränder nicht horizontal, sondern fällt von außen und oben nach innen und unten ab. Die Neigung gegen den Horizont kann gleichfalls bis 15° betragen. Diese schiefe Lage der Talusrolle des Erwachsenen ist keine regelmäßige, aber eine sehr häufige Erscheinung, eine Variation, die in niederen Zuständen ihre Wurzel hat, wie später ausgeführt werden wird. Der Schiefstellung der Rolle entsprechend ist auch die untere Gelenkfläche der Tibia nicht in einer horizontalen Ebene gelegen, sondern sie steigt von der medialen gegen die laterale Seite hin sanft an (s. Fig. 1).

Fig. 1.



In dem oberen Sprunggelenke geht als Hauptbewegung die Plantar- und Dorsalflexion um eine quere Achse vor sich, die von der unteren Spitze der lateralen Talusfacette horizontal bis unter das Ende des Tibiaknöchels verläuft. Liegt jedoch die Rolle nicht quer, sondern in der beschriebenen Richtung schief, so liegt auch die Achse nicht mehr quer, sondern eben so schief. Die Folge davon ist die Unfähigkeit den Fuß in der Richtungslinie des Unterschenkels im oberen Sprunggelenke zu bewegen, da die Achse des letzteren nicht mehr senkrecht zu ersterer steht. Da ferner die Neigung der Achse gegen den Horizont normaliter keine bedeutende ist, so ist auch die bei dem Extrem der Bewegung auftretende Ablenkung der Fußachse von der Cruralachse nicht hervorragend.

An dem Frontalschnitte durchs Tibiaende (Fig. 1) fällt ferner auf: Entsprechend den erhabenen Rollenrändern der Talusrolle zeigt die Facies talica tibiae in ihrer äußeren und inneren Partie zwei Einsenkungen, zwischen denen sich eine sagittale Wulstung befindet, die in der Mulde der Rolle gleitet. All dies ist die stark abgeschwächte Form embryonaler und auch thierischer Zustände.

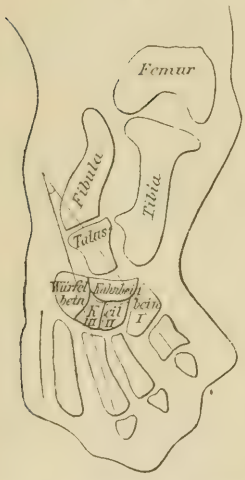
Die Lage der Rolle beim Erwachsenen stellt nämlich die höchste Stufe eines normalen Entwicklungsganges dar, welcher sich unter dem Einflusse der Bewegung vollzogen hat. Wir finden in der Entwicklung des Talus Züge, die außerordentlich niederen Zuständen ähneln.

Für die früheste Embryonalzeit beschrieben bereits Henke und Reyher (s. Litteraturverzeichnis) eine Talusform, die sie mit der bei Phalangista bestehenden verglichen. Diese Form findet sich beim Embryo aus der 5.—6. Woche; der Talus reicht da mit einem »keilförmigen Fortsatze zwischen die Enden der Tibia hinauf. Diese keilförmige Verlängerung entspräche ganz dem an derselben Stelle liegenden Meniscus, welcher bei dem Beutelthier gemeinsam mit dem Talus in einer Drehung um die senkrechte Achse der Tibia nach Art der Pro- und Supination, woran sich die Fibula betheiligt, beweglich ist, während er bei der Flexionsbewegung des Sprunggelenkes mit dem Unterschenkel unbeweglich verbunden bleibt. Und wenn wir uns also jene Form beim Menschen auch bleibend in der Bildung der Gelenke erhalten dächten, müsste auch ein analoger Mechanismus als resultirend vorausgesetzt werden«. Umstehend die Illustration dieser Verhältnisse. Flächenschnitt der unteren Extremität eines 5—6wöchentlichen Embryos unmittelbar treu nach dem Präparat gezeichnet (Henke und Reyher). Bei einem Embryo von

23 mm Scheitel-Steißlänge habe ich einen fast analogen Befund erhoben.

In diesem Stadium liegt der Fuß noch in der Achse des Unterschenkels und wendet seine Sohle der Medianebene zu; der Schnitt ist nun parallel derselben geführt und erklärt daher das gleichzeitige Getroffenwerden des Unterschenkels und des ganzen Fußes. Sehr sprechend ist hier die Talusform, besonders charakteristisch der keilförmige Fortsatz, der sich zwischen die Tibia und Fibula hinaufschiebt und den Henke und Reyher in Beziehung bringen zum Zwischenknorpel bei Phalangista ursina, indem sie annehmen, dass der Haupttheil des bei Phalangista und beim Menschen gleich angelegten Talus verknöchert, dagegen der zwischen die Tibia und Fibula hineinragende Fortsatz bei Phalangista knorpelig bleibt und dann als Zwischenknorpel die Rotationsbewegungen unterstützt, welche bei diesem Kletterthier der Talus am Malleolus medialis um eine senkrechte Achse beschreibt, während beim Menschen dieser Fortsatz verschwindet. Wie sich jedoch die beiden Autoren das Verschwinden dieses Fortsatzes denken, ist nicht angegeben.

Fig. 2.



Bei einem Embryo von ungefähr 8 Wochen (Scheitel-Steißlänge 28 mm) machte ich nun einen Flächenschnitt durch den rechten Fuß. Der Fuß war bereits im Begriffe, sich in die Winkelstellung zum Unterschenkel zu begeben, wendete aber seine Sohle noch der Medianebene des Körpers zu. Der Schnitt war parallel derselben geführt und traf den Unterschenkel sammt fast dem ganzen Fuß, und bot in dieser Beziehung ein ähnliches Bild wie in dem von Henke und Reyher beschriebenen Stadium aus der 5. bis 6. Embryonalwoche. Der Talus stand in Pronationsstellung, der Außenrand stand höher als der Innenrand der Rolle, die fibulare Facette war nach oben und aufwärts gewandt, die eigentliche Rollenkonvexität sah nach innen. Das Sprungbein ragte mit dem äußeren Rollenumfang zwischen die beiden Unterschenkelknochen herein. Der Talus bot in Bezug auf seine Lage noch in diesem Stadium eine gewisse Ähnlichkeit mit dem bei Phalangista ursina; bei beiden sieht die fibulare Rollenfacette nach außen und aufwärts. Ich kann aber der Behaup-

tung von Henke und Reyher durchaus nicht beistimmen, wonach »der Haupttheil des bei Phalangista und beim Menschen gleich angelegten Talus verknöchert, dagegen der zwischen die Tibia und Fibula hineinragende Fortsatz bei Phalangista knorpelig bleibt und dann als Zwischenknorpel die Rotationsbewegungen (s. oben) unterstützt, während dieser Fortsatz beim Menschen verschwindet«. Dieses meniscoidale Gebilde im Talo-cruralgelenke des Phalangista ursina[1] stammt meiner Ansicht nach nicht vom Talus, sondern von der Kapselwandung ab. Ähnlich wie bei Dasyurus Maugei (s. pag. 29) geht nämlich vom Ligam. tibio-fibulare posticum nach vorn ein intraartikuläres Band aus, welches sich in die Furche zwischen der Tibia und Fibula hineinlegt und zwischen die genannten Knochen herauferstreckt. Nach vorn ging dieses Band in die Kapselwand über, doch ließen sich deutliche Züge desselben noch bis zur Außenfläche des Fersenbeins verfolgen. Die Unterfläche des Malleolus fibul. war von einer förmlichen halbmondartigen Bandscheibe bekleidet, die nach außen in der Kapselmembran inserirte und nach innen immer dünner wurde. Dieses meniscoidale Gebilde denke ich mir ähnlich wie bei Dasyurus durch Einstülpung der Kapselwand entstanden. An der Stelle, wo das Ligam. tibio-fibulare posticum mit dem beschriebenen Bandschenkel (beim Menschen = Plica tibio-fibularis s. pag. 27) zusammenstößt, ist bei Phalangista ursina ein Knorpelkern, bei Dasyurus ein Knochenkern eingelagert. Höchstwahrscheinlich beruht dieser Unterschied darauf, dass das erstgenannte Beutelthier in einem jüngeren Stadium untersucht wurde als das letztere. Ich kann mir somit unmöglich vorstellen, dass das beschriebene meniscoidale Gebilde vom Talus abstammen soll, sondern meine Ansicht geht dahin, dass es aus eingestülpten Synovialfortsätzen der Kapselmembran entstanden zu denken ist (s. übrigens pag. 27). Der »keilartige Fortsatz« des Talus verschwindet, wie unten ausgeführt werden wird, durch eine Drehung der Talusrolle im Sinne der Supination: der Außenrand wird gesenkt, der Innenrand gehoben.

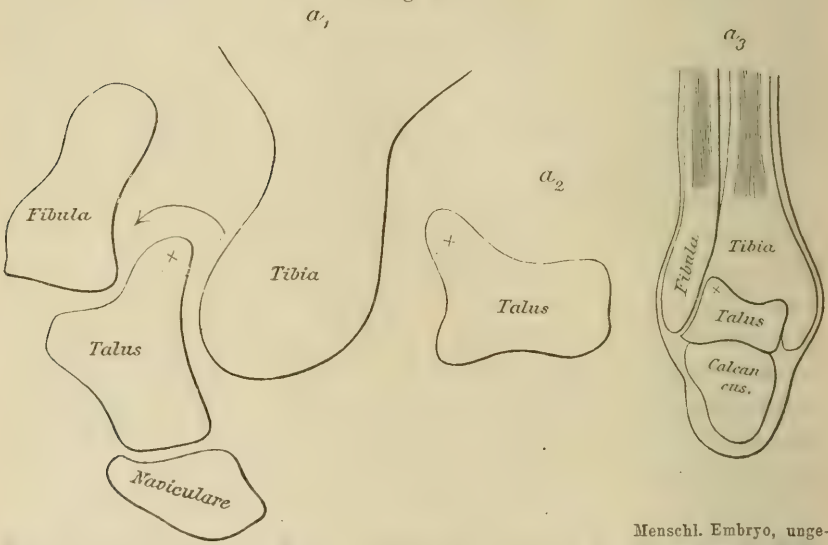
Ich habe nun die Untersuchung beim Menschen weiter fortgeführt und fand beim Embryo von ungefähr 10 Wochen (Tibialänge 13 mm, Rumpflänge 43 mm = Abstand der Vertebra prominens vom Steißbein) einen gleichfalls recht interessanten Befund.

Umstehende Figur ist treu nach der Natur gezeichnet und

[1] Ich bin für die Überlassung dieses Beutelthieres dem Herrn Geheimrath Professor Dr. Möbius in Berlin zu besonderem Danke verpflichtet.

stellt einen Frontalschnitt durchs obere Sprunggelenk dar (Alkoholpräparat, Fig. 3 a_3). Der Fuß hat die Streckstellung verlassen und sich in die Winkelstellung zum Unterschenkel begeben. Die Talusrolle steht schief, lateral und medial sind zwei Gelenkerhabenheiten, die laterale viel höher. Die Konkavität zwischen den erhabenen Rollenrändern ist sehr tief. Diese Form des Talus erscheint auf den ersten Blick ganz verschieden von der im Phalangistastadium gefundenen. Bei näherer Untersuchung klärt sich jedoch der verschiedene Befund in der einfachsten Weise auf. Die obere Fläche des Talus beim Embryo aus der 5.—6. Woche artikulirt mit der

Fig. 3.



Menschlicher Embryo aus der 5. Woche. Talus im Phalangistastadium befindlich. 53mal vergrößert; mehr zur Medianebene gelegener Flächenschnitt (Henke und Reyher).

Derselbe Talus in der Pfeilrichtung nach außen gedreht (Supinationsbewegung).

Menschl. Embryo, ungefähr aus der 10. Woche. Talus im Cynocephalusstadium befindlich. 10mal vergrößert.

Fibula ganz wie bei Phalangista; sie ist nach aufwärts gewandt und die Fibula liegt auf ihr. Diese Fläche des Talus stellt nichts Anderes dar als die künftige laterale Facette der Rolle (Fig. 3 a_1). Senken wir den früheren Schnitt aus der 5.—6. Embryonalwoche nach außen, so kommen wir bald zu jener Stellung, die in der 10. Woche besteht. Die ganze Metamorphose besteht vorzüglich in einer Drehung des Talus nach außen.

Die beigefügte Illustration veranschaulicht dieselbe.

Diese Talusform, die ich beim Embryo aus der 10. Woche ge-

funden habe, bildet eine Nachbildung jener Talusformen, die sich bei Hylobates concolor, Cynocephalus Babuin und bei sehr vielen anderen Affen und Säugethieren überhaupt typisch vorfinden. Die größte Ähnlichkeit hat sie mit dem Talus des Cynocephalus. Die ehemalige obere Talusfläche ist zur lateralen Facies malleolaris geworden, sie zeigt noch die Einbuchtung zur Artikulation mit dem Malleolus fibulae. Die Facies fibularis fällt ferner von der oberen Rollenfläche unter einem Winkel steil ab, der kleiner ist als ein rechter. Der keilförmige Fortsatz (+) des Talus, der sich zwischen die Tibia und Fibula einschiebt, ist noch deutlich ausgebildet. Tibia und Fibula stoßen entsprechend demselben unter spitzem Winkel zusammen.

Sehr charakteristisch ist ferner das Verhalten der eigentlichen Rollenfläche; beim Embryo aus der 5.—6. Woche fällt sie fast steil von oben und außen nach unten und innen ab; das Tibiaende liegt neben ihr. Nun erfolgt die Drehung des Talus im Sinne der Supination, der äußere Theil wird gesenkt und der innere gehoben; aus der steilen Lage kommt die Rolle in die schiefe. Während beim 5wöchentlichen Embryo der äußere Rollenrand fast senkrecht über dem inneren Rollenrand steht (die Bezeichnung ist den ausgebildeten Verhältnissen entnommen), liegen beim 10wöchentlichen Fetus beide Rollenränder in einer schiefen Ebene, der äußere (+) steht noch viel höher als der innere und er stellt jenen bereits oft erwähnten keilförmigen Fortsatz des Talus dar[1]. Zwischen beiden Gelenkerhabenheiten verläuft eine tiefe sagittale Kehlung, auf die ich aus später zu erwähnenden Gründen ein großes Gewicht lege. Die innere Rollenfacette fällt beim Embryo steil unter annähernd rechtem Winkel von der oberen Rollenfläche ab; sie ist auch relativ größer als beim Erwachsenen, entsprechend dem tieferen Herabreichen des Malleolus tibialis.

Die besprochene Drehung der Talusrolle nach außen, die Supinationsbewegung im oberen Sprunggelenk ist bedingt durch die Bewegungsänderung.

Im Phalangistastadium (5.—6. Woche) zeigt sich nach Henke und Reyher die vormalige Anlage des oberen Sprunggelenkes zu ausgedehnten Rotationsbewegungen um eine vertikale Achse, die in die Tibia fällt.

Im Cynocephalusstadium (10. Woche) ist der Talus aus der

---

[1] Beim Japaner findet Lucae den Außenrand des Talus gleichfalls höher als den Innenrand.

extremen Pronationsstellung bereits herausgerückt, es fand eine Drehung im Sinne der Supination statt, der Außenrand wurde gesenkt, der Innenrand gehoben. Während im ersten Stadium die Fibularfläche des Talus nach oben sah und die Fibula mit ihr artikulirte, während ferner die Rollenfläche des Talus nach innen gerichtet war und die Pfanne für die Tibia abgab, liegen hier die Verhältnisse anders.

Der Malleolus fibularis beginnt herunter zu wandern und er ist es auch, der die laterale bezw. in unserem Falle die obere Facette des Talus geradezu herunterdrückt. An Stelle der Rotationsbewegung um eine senkrechte Achse im oberen Sprunggelenk tritt jetzt mehr und mehr eine Flexionsbewegung um eine schief von außen oben nach innen und unten gehende Achse in den Vordergrund. Das Herabrücken der Fibula wird durch den Gang bewirkt, die Hauptlast des Körpers ruht auf dem äußeren Theil des Sprungbeins, derselbe wird daher gesenkt, während der innere gehoben wird, die obere Rollenfläche artikulirt nun im ganzen Umfange mit der Tibia. Der Malleolus fibularis gewinnt schließlich das entschiedene Übergewicht über den Malleolus tibialis und artikulirt mit der ganzen lateralen Rollenfacette. Parallel dem mächtigen Wachsthum des Tibia-Endes geht auch die Entwicklung der oberen Rollenfläche, die unter dasselbe rückt, immer breiter und stärker wird, während der Malleolus tibialis im Wachsthum zurückbleibt.

Das Talocruralgelenk bietet in dem von mir beschriebenen Cynocephalusstadium das Bild eines Schraubengelenkes. Wir fanden nämlich den äußeren Rollenrand höher als den inneren, beide jedoch erhaben und zwischen beiden eine tiefe Kehlung. In derselben gleitet nun das Tibia-Ende mit einer kongruenten Erhabenheit. Die Tibia spielt die Rolle einer Schraubenmutter, in welcher sich der Talus bei seinen Bewegungen um die schief von außen und oben nach innen und unten verlaufende Achse auf und ab bewegt. Der mechanische Vortheil dieses Schraubenscharniers ist leicht einzusehen. Durch das Hineingreifen des Tibia-Endes in die Kehlung der Talusrolle wird eine gewisse Sicherheit des Gelenkes hergestellt; die seitlichen Verschiebungen werden dadurch verhindert. Ein zweiter Vortheil dieser Gelenkeinrichtung ist der, dass sowohl bei der Beugung als auch bei der Streckung der Fuß sich nicht einzig und allein in der Richtung des Unterschenkels bewegt, sondern dass er nach innen beziehungsweise nach außen ablenkt und dadurch der Spielraum der Bewegung vergrößert wird. Ein weiterer Vortheil des Schraubengelenkes gegenüber einem reinen Ginglymusgelenk

besteht nach LANGER in einer Sparung an Muskelkraft bei gleicher Exkursion der Bewegung. LANGER hat die schiefe Gangrichtung des Sprunggelenkes als typische Form für den Menschen und die Säugethiere nachgewiesen. Wäre das obere Sprunggelenk ein reines Cylindergelenk mit gerader Gangrichtung, so müsste nach LANGER der Druck der Körperlast parallel der Gangrichtung einwirken, senkrecht auf die horizontale Drehungsachse; falls jedoch wie hier die Gangrichtung des Gelenkes eine schiefe ist, die Ganglinie schief auf der Achse steht, so wird ein Theil der Körperlast als Normaldruck senkrecht auf die Ebene der Ganglinie fallen und durch die Resistenz der Rolle getragen; der Muskulatur fällt nur mehr das relative Gewicht zur Last, welches in der der Ganglinie gleichlaufenden Richtung sich fortzubewegen strebt.

Ich habe nun den Talus der Säugethiere in Bezug auf den Höherstand des lateralen Rollenrandes und auf die Kehlung der Rolle untersucht und konnte namentlich diese Bildung als typische Säugethierform nachweisen. Ich fand diese Rollenform bei: Gorilla, Männchen und Weibchen (Kehlung nicht sehr intensiv); Troglodytes niger (gleichfalls nicht sehr tiefe Kehlung, der Außenrand ist aber bei beiden noch höher als der Innenrand); Orang Utan (tiefe Kehlung); Hylobates concolor [Anthropomorphen]. — Semnopithecus leucoprymnus; Cercopithecus griseoviridis[1]; Cercopithecus sp. (schwächere Kehlung, lateraler Rollenrand noch stark erhaben); Cynocephalus Babuin, Cynocephalus anubis ♂, Cynocephalus Hamadryas[1] (tiefe Kehlung, laterale Rollenperipherie höher als die mediale); Inuus sylvanus ♂[2]; Sphinx Vapis[2]; Rhesus (schwach gekehlt) [Cynopithecini]. — Mycetes seniculus; Ateles Geoffr.; Cebus Apella; Kapuziner- oder Wieselaffe (Kehlung nicht sehr bedeutend) [Platyrrhini]. — Lemur macaco; Lemur varius [Hemipitheci]. — Felis leo ♂; Felis pardus[1] Lynx; Felis catus fer. (sehr tiefe Kehlung, scharfe Rollenränder); Felis catus domesticus (mehrere Exemplare, Kehlung mitunter nicht so tief wie bei Felis catus fer.); Cynailurus guttata [Felidae]; — Canis familiaris (tiefe Kehlung). — Mustela foina; Meles taxus; Meles vulgaris (mehrere Exemplare) [Mustelidae]. — Ursus arctos; Nasua socialis[3]; Cercoleptes caudivolvulus [Ursidae]; — Centetes ecaudatus (Insectiv.); Arctomys Marmota (stark gekehlt); Lepus cuniculus; Dasyprocta Aguti (sehr

[1] Aus dem zoolog. Museum der Universität Czernowitz. [2] Aus dem anatom. Museum in Bern. [3] Aus dem anatom. Museum in Zürich.

hohe Rollenränder, förmlich eine Nähspulenform der Rolle); Dasyprocta variegata (tiefe Kehlung); Hystrix cristata; Coelogenys Paca; Hydrochoerus Capybara (sehr tiefe Kehlung der Rolle) [Rodentia]. — Dasypus longicauda; Myrmecophaga jubata; Manis javanica; Tamandua tridactyla [Edentata]. — Macropus Thetidis; Macropus rufus; Halmaturus Bennetti; Halmaturus laniger; Hypsiprymnus cunidontus; Taxidea americana; Phascolomys Wombat; Phascolomys fossor (Hohlrolle besonders charakteristisch in der vorderen Hälfte des Gelenkes; rückwärts schiebt sich zwischen die Enden der Tibia und Fibula ein Zwischenknochen wie ein Keil hinein, s. unten) [Marsupialia]. — Elephas (ganz schwache Kehlung); Rhinoceros (excessive Rollenbildung) [Multungula]. — Phoca vitulina (Sprungbein in starker Pronationsstellung, laterale Talusfacette sieht nach außen oben) [Pinnipedia]. —

Es ergiebt sich somit aus dieser Zusammenstellung, dass die beim Embryo aus der 10. Woche beschriebene Rollenform (Höherstand des Außenrandes und besonders die Kehlung der Rollenkonvexität) die typische Form des Säugethiertalus ist.

Die größte Ähnlichkeit hat der embryonale Talus aus der 10. Woche mit dem ausgebildeten Talus des Cynocephalus Babuin. Bei Gorilla und beim Schimpanse ist die Kehlung der Rolle nicht mehr so tief, der laterale Rollenrand steht aber noch höher als der mediale.

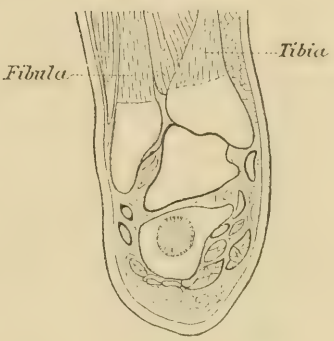
Im weiteren Verlaufe des embryonalen Lebens findet nun eine Umlagerung des Talus im gleichen Sinne statt, d. h. es wird der äußere Theil der Rolle immer mehr gesenkt und der innere gehoben, d. i. die Supination im Talocruralgelenk schreitet vor. Beim Fetus[1] aus dem 5. Monate ist die Kehlung der Rolle noch deutlich ausgesprochen und der Außenrand noch höher als der Innenrand. Beim Fetus aus dem 7. Monate war die Kehlung ziemlich tief; die seitlichen Facetten fielen steil von der Rollenkonvexität ab; die Rolle war ferner auffallend schmal, ihre Breite betrug in der Mitte eben so viel wie die Höhe der lateralen Facette; der Außenrand war ferner auch in diesem Stadium noch höher als der Innenrand. Im weiteren Verlaufe des fetalen Lebens bildet sich dieser Charakter allmählich

[1] Ich schreibe nicht ohne Grund »Fetus« und nicht Foetus. Letztere Schreibart ist ganz unrichtig. Der Lateiner kennt keinen Foetus. Fetus ist das Particip. von Feo, zeugen, befruchten.

immer mehr zurück; die Kehlung wird flacher, der laterale Rollenrand steht nicht mehr um so viel höher über dem medialen, wie in den verflossenen Stadien. Beim Fetus aus der letzten Zeit und selbst beim Neugeborenen finden wir noch konstant den lateralen Rand höher, öfters ein Verhalten, das durch beistehende Figur (Frontalschnitt) charakterisirt wird.

In den ersten Kinderjahren ist noch konstant der äußere Rollenrand höher; mit der Ausübung des aufrechten Ganges beginnt nun die definitive Horizontalstellung der Rolle. Dieselbe ist als ein Produkt der Orthoskelie aufzufassen; die Hauptlast des Körpers ruht zum großen Theile auf der äußeren Rollenhälfte, dieselbe sinkt daher tiefer, die mediale Rollenhälfte hingegen ist nicht so belastet, sie wird gehoben durch das immer mehr in die Höhe strebende Sustentaculum tali. Durch diesen Druckunterschied wird auch die Kehlung der Rolle flacher.

Fig. 4.



Betrachtet man das Sprunggelenk des Erwachsenen von außen, so zeigt sich evident, wie der Proc. fibularis tali in den Calcaneus eindringt; es befindet sich an dieser Stelle des Proc. anterior eine Einsenkung, in die der Talus bei jeder intensiven Pronationsbewegung im Talo-tarsalgelenke stößt. Beim Neugeborenen ist die Pronationsbewegung in diesem Gelenke nicht in dem Grade ausführbar wie beim Erwachsenen. Beim Neugeborenen ist der Hals des Calcaneus relativ höher als beim Erwachsenen und bietet schon dadurch ein Hemmnis für die extreme Pronation. Bei der Ansicht von innen erscheint der Talus auf der medialen Seite niedriger als auf der lateralen und gleichsam gestützt und gehoben durch das Sustentaculum tali. Letzteres ist beim Neugeborenen relativ nicht so stark entwickelt, nicht so hoch und nicht so steil nach vorn abfallend wie beim Erwachsenen.

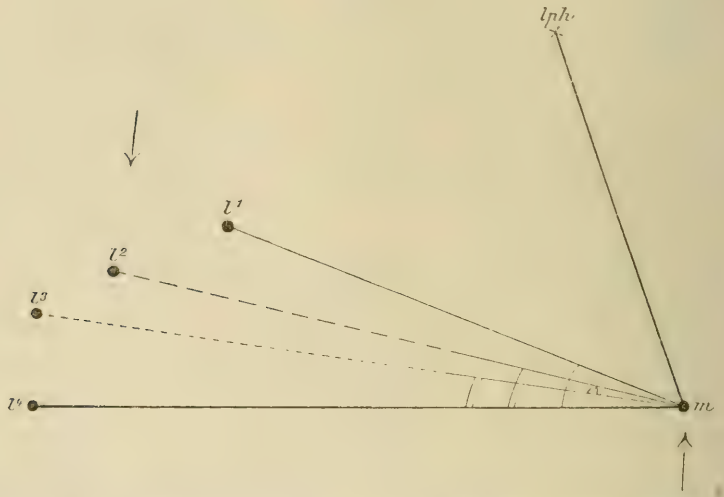
Beim Erwachsenen ist nun die Rolle entweder rein quergestellt oder sie zeigt noch eine Andeutung der ehemaligen Schrägstellung. Stets aber ist die sagittale Kehlung der Rolle noch sichtbar, die somit als die abgeschwächte Form embryonaler und thierischer Zustände aufzufassen ist. Umstehendes Schema möge die Ausbildung der Querstellung der Rolle veranschaulichen.

Die Verbindungslinie der beiden Rollenränder (des lateralen [l] und medialen [m]) wollen wir das Rollenniveau nennen. Den Winkel, welchen dasselbe mit dem Horizonte (H) einschließt, wollen wir als Maß für das Rollengefälle ($\sphericalangle \alpha$) annehmen.

Der Hauptdruck der Körperlast wirkt auf den äußeren Rollentheil ↓, während der mediale durch das in die Höhe strebende Sustentaculum ↑ gehoben wird (s. pag. 76).

Schlussbetrachtung. Die quere Horizontalstellung der Rolle am Talus des Erwachsenen, die Supination im Talocruralgelenke ist das Endstadium einer gesetzmäßigen Reihe von Entwick-

Fig. 5.



lph Höherstand des lateralen Rollenrandes, ähnlich wie bei Phalangista (Henke u. Reyher). 5. bis 6. Woche. l^1 Höherstand des lateralen Rollenrandes wie bei Cynocephalus (nach der 10. Woche), l^2 wie bei Gorilla, l^3 Übergang zur ausgebildeten Stellung l^4.

lungsvorgängen. Die Mutterformen erinnern an Phalangista, 5. bis 6. Embryonalwoche (nach Henke und Reyher), im weiteren Verlaufe der Entwicklung gelangt der Affencharakter der Rolle zum Durchbruch (10. Embryonalwoche): tiefe Kehlung der Rolle, Höherstand des lateralen Rollenrandes; gegen Schluss des Fetallebens ist mehr der Gorillatypus vorherrschend: Kehlung der Rolle nicht mehr so tief, dagegen besteht noch der Höherstand des fibularen Randes. Weiterhin tendirt nun die Lage und der Bau der Talusrolle zu jenen Zuständen hin, die wir beim Erwachsenen finden: Querstellung der Talusrolle als Produkt der Orthoskelie; die Achse der Rolle steht quer im Raume und senkrecht auf der Fußachse

(durch den Stützpunkt der Hacke und das Os metatarsale III gedacht) wie auch auf der Beinachse (Richtungslinie des Unterschenkels); die Bewegung ist die Plantar- und Dorsalflexion um diese quere Rollenachse.

Es bestehen somit in Bezug auf die Situation der Talusrolle beim Embryo der frühesten Entwicklungsphasen Zustände, die aufs lebhafteste kontrastiren mit den Formen beim Erwachsenen, dagegen entschieden auf niedere Zustände hinweisen. In den verschiedenen Epochen des Embryonallebens begegnen wir verschiedenen Formen der Entwicklung der Talusrolle; diese verschiedenen Formen sind das Ergebnis der verschiedenen Funktionen, die das obere Sprunggelenk bei den betreffenden Thieren zu erfüllen hat, deren erwachsene Zustände die embryonale Form jedes Mal wiederholt. Der definitive Zustand der Talusrolle wurzelt in der Form, die bei Phalangista gefunden wurde (Henke und Reyher). Diese niederste Form (Rotationsbewegung im oberen Sprunggelenk) verwandelt sich allmählich in die affenähnliche (Flexionsbewegung im oberen Sprunggelenke) und schließlich nimmt auch diese den menschlichen Typus an. Es spiegeln sich somit in den verschiedenen Entwicklungsperioden der Lage der Talusrolle Formen wieder, die für niedere Zustände charakteristisch sind.

Die Querstellung der Talusrolle beim Erwachsenen ist das Resultat der Orthoskelie; der zuweilen sich vorfindende Höherstand des lateralen Rollenrandes und die konstant bestehende sagittale Kehlung der Rolle stellen die letzten Reste der ehemaligen primitiven Form dar.

Nach unserer bisherigen Darstellung haben wir somit ein gesetzmäßiges Verhalten in der Entwicklung der Talusrolle konstatirt und unterscheiden drei Hauptformen, drei Perioden in Bezug auf die Lage derselben im Raume:

I. Steilstellung. II. Schrägstellung. III. Querstellung.

Ausdehnung der überknorpelten Rolle in sagittaler und frontaler Richtung.

Der Umfang der überknorpelten Talusrolle in sagittaler Richtung beträgt in der Mitte beim Erwachsenen circa 100°, somit etwas mehr als ein Viertel eines Kreisumfanges; sein Centrum liegt im Talus-

körper knapp hinter dem Sulcus interarticularis, jener tiefen Furche, welche auf der Unterfläche des Talus die beiden großen Gelenkflächen des Körpers und Kopfes scheidet. Die Rollenkonvexität ist mitunter nicht nach gleichen Radien gekrümmt, sondern außen nach kürzerem, innen nach längerem; sie ist also mitunter außen konvexer als innen. Außerdem lässt sich zuweilen eine Verschiedenheit des Radius in der sagittalen Richtung selbst nachweisen, so dass in diesem Falle der sagittal und senkrecht auf die Rollenachse geführte Schnitt keine regelmäßige Kreisperipherie ergiebt; doch ist diese Ungleichheit minimal. (Bei einem Eingeborenen der Philippinen[1] fand ich die Rolle in sagittaler Richtung etwas stärker konvex als beim Europäer; sie war auch sehr deutlich gekehlt.) Ganz anders liegen diese Verhältnisse beim Embryo. Die überknorpelte Talusrolle beträgt am Sagittalschnitt ungefähr die Hälfte eines Kreises und beweist dadurch die Anlage zur erhöhten Beweglichkeit im oberen Sprunggelenke. Das Centrum des Kreises liegt am Medianschnitt oberhalb des hinteren Ansatzes des Lig. talo-calcaneum interosseum. Selbst beim Neugeborenen ist der Spielraum der Bewegung des Fußes um die quere Rollenachse viel ausgedehnter als beim Erwachsenen; während bei letzterem die Dorsalflexion (ausgehend von der rechtwinkeligen Stellung des Fußes zum Unterschenkel) nur bis zu einem halben rechten Winkel möglich ist, gestattet die Gelenkeinrichtung beim Neugeborenen den Fußrücken an den Unterschenkel zu legen. Diese Exkursionsfähigkeit hat der Embryo und Neugeborene mit den Primaten gemein. Der Umfang der überknorpelten Sprungbeinrolle giebt Zeugnis von der Exkursionsfähigkeit. Der Embryo und oft sogar auch der Neugeborene bekundet hierin die gleiche Anlage wie z. B. Cynocephalus. Bei beiden beträgt der sagittale Rollenumfang ungefähr die Hälfte eines Kreisumfanges, und entsprechend diesem Verhalten ist auch der Spielraum der Bewegung der gleiche. Es wird durch diese Einrichtung eine Vollendung in der Ausführung von Bewegungen ermöglicht, deren der Erwachsene nicht mehr fähig ist.

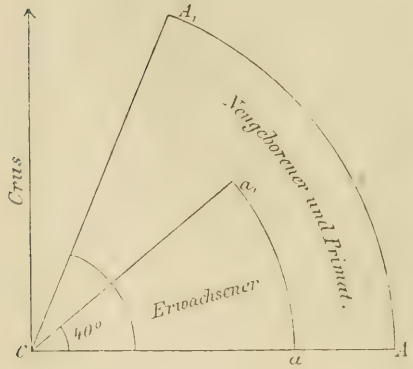
Der Vorderrand der überknorpelten Talusrolle ist in frühen embryonalen Stadien fortlaufend und lineär, in späteren Phasen findet man eine kleine Einsenkung meist in der Mitte desselben, die verschieden weit in die Knorpelsubstanz eingreift; im weiteren Verlaufe des Fetallebens greift diese Einsenkung immer mehr um sich,

[1] Breslauer anatomisches Museum.

namentlich lateralwärts, und drängt auf diese Weise die Knorpelsubstanz immer weiter zurück. Diese Einsenkung ist das erste Zeichen von Knorpelschwund; sie findet sich ferner häufig an jener Stelle, an die bei extremer Dorsalflexion das Tibiaende mittels eines in der Mitte des Vorderrandes befindlichen Höckers stößt. Dieser Höcker stellt den vorderen Abschluss der sagittalen Erhabenheit der Unterfläche der Tibia dar, die in der Kehlung der Rolle gleitet. Die Gelenkfläche dehnt sich lippenförmig auf ihn aus. Auch beim Erwachsenen findet man an der vorderen Umrandung des Tibiaendes eine »Knorpellippe«, die bei der Dorsalflexion mit den Bandmassen der Kapsel zusammenstößt. Von der Kapsel gehen ferner zu der beschriebenen grubigen Einsenkung Gefäße aus, welche in die Tiefe des Talus ziehen. Es strahlen nämlich von der Kapsel fibröse Züge gegen die Knorpelgrenze aus, so dass man von einem breiten Kapselansatz reden kann. Dieser Umschlag der Kapsel führt auch Gefäße mit sich, die zum Knochenkern führen; letzterer reicht knapp bis zur Oberfläche des Talus, er scheint unter der dünnen Knorpeldecke durch. Dieser Zustand besteht auch beim Neugeborenen. (Der Knochenkern tritt um die Mitte des 7. oder zu Anfang des 8. Monats auf, Langer-Toldt.) Von da ab — das lässt sich durch die Dauer der postfetalen Entwicklung schön verfolgen — schwindet vorn der äußere Theil des Knorpelüberzuges immer mehr und mehr, der innere hingegen erhält sich fast in der ursprünglichen Ausdehnung. Kleine Verschiedenheiten in der Art des Reduktionsprocesses der Knorpelsubstanz kommen natürlich vor; das Gemeinsame ist jedoch, dass in frühen embryonalen Stadien der Vorderrand des Knorpelüberzuges lineär ist, dass nun im späteren Verlaufe der Entwicklung ein Schwund der Knorpelsubstanz eintritt; letzterer wird gewöhnlich eingeleitet an der Stelle der besprochenen Einsenkung, durch die Gefäße von dem Kapselumschlag zu dem nun aufgetretenen Knochenkern ziehen. Der Knorpelschwund befällt vorzüglich den äußeren Theil der vorderen Partie der Gelenkfläche, während der innere fast verschont wird. Beim Erwachsenen bezeichnet der Vorderrand der scheinbar vorgeschobenen medialen Rollenfacette annähernd die ursprüngliche Grenze des Knorpelüberzuges. Diese Erscheinung erklärt sich durch die bekannte Thatsache, dass Knorpeltheile, die nicht in Funktion sind, regressiven Metamorphosen verfallen. Das Talocruralgelenk des Fetus ist wie dasjenige des Cynocephalus zur Ausführung von Bewegungen befähigt, welche weit die Exkursionsgrenzen beim Erwachsenen überschreiten. Selbst beim Neugeborenen

geht die Dorsalflexion fast bis zur Berührung von Fußrücken und Unterschenkel, ganz ähnlich wie beim Gorilla, Hylobates, Cynocephalus etc.; welcher Vortheil aus dieser Exkursionsfähigkeit für den Gebrauch des Fußes als Greif- und Kletterapparat resultirt, bedarf wohl keiner näheren Ausführung. Die Plantarflexion beim Neugeborenen wird gewöhnlich durch die Kürze der Extensoren etwas gehemmt, nach deren Durchschneidung ist sie aber bis zu einem stumpfen Winkel (zwischen dem Unterschenkel und dem Fußrücken) möglich. Diese Kürze der Extensoren hängt meist mit der Stellung des Fußes im Fetalleben zusammen. Befindet sich der fetale Fuß in Plantarflexion, so erfolgt sekundär eine Muskelretraktion der Flexoren. Befindet sich jedoch der fetale Fuß in Dorsalflexion — und dies ist der häufigere Befund — dann erfolgt sekundär eine Retraktion der Antagonisten, i. e. der Extensoren. Beistehendes Schema möge die Fähigkeit der Dorsalflexion beim Fetus und Neonatus ($\sphericalangle A C A_1$) gegenüber jener beim Erwachsenen ($\sphericalangle a C a_1 = 40°$) darstellen.

Fig. 6.



In Folge der Nichtinanspruchnahme dieser Bewegungen (der starken Dorsalflexion) geht der vordere Theil der überknorpelten Gelenkfläche zu Grunde; der Knorpelüberzug wird im vordersten Theil der Rolle dünn, er lässt den Knochen durchscheinen und ist offenbar in Rückbildung begriffen. Es findet auch im hintersten Theil der überknorpelten Rolle eine Verödung der Gelenkfläche statt, doch ist sie nie so bedeutend wie im vorderen Theil, weil die Plantarflexion in den verschiedenen Entwicklungsphasen keinen bedeutenden Änderungen unterliegt. Während beim Embryo der Kapselansatz auch die Grenze des Knorpelüberzuges der Gelenkfläche bezeichnet, rücken in der weiteren Entwicklung beide immer mehr aus einander. Es befindet sich schließlich beim Erwachsenen zwischen der Kapselinsertion und der Knorpelgrenze eine knorpellose oder besser entknorpelte Stelle, denn sie giebt Zeugnis von der Verödung dieses Theiles der Gelenkfläche, von dem Schwund der Knorpelsubstanz. C. Hüter hatte bereits diese innerhalb der Gelenkhöhle sich finden-

den freien Knochenstellen als intrakapsuläre Knochenstreifen beschrieben. Ursprünglich betheiligten sie sich also an der Gelenkbildung, sie waren überknorpelt und dies zu einer Zeit, in der das obere Sprunggelenk noch die physiologische Anlage zu ausgiebigeren Bewegungen darbot, und in dieser Beziehung Zustände herrschten, die wir auch bei Hylobates, Cynocephalus etc. finden. Noch während der ersten Kinderjahre ist die Dorsalflexion in größerem Ausmaße möglich als beim Erwachsenen; beim 2jährigen Knaben war dies noch der Fall, beim $4^1/_2$jährigen Knaben war sie dagegen bereits gehemmt; der Musc. triceps surae verkürzt sich durch die Ausübung des aufrechten Ganges, die Rolle verbreitert sich nach vorn und bietet ein Hemmnis für die intensivere Dorsalflexion (s. pag. 20). Die Anlage der erhöhten Dorsalflexion wird beim Menschen in Folge der ausschließlichen Benutzung des Fußes als Stützapparat des Körpers nicht in ihrem ganzen Umfange verwerthet, der Fuß wird im oberen Sprunggelenke nur innerhalb jener Exkursionsgrenzen bewegt, welche das aufrechte Stehen und Gehen erfordert. Der vorderste Theil der Gelenkfläche steht funktionell unthätig da; es tritt ein Schwund der Knorpelsubstanz an dieser Stelle ein, eine Rückbildung findet statt, und schließlich bezeichnet der intrakapsuläre Knochenstreifen den Boden, auf dem sich ehemals noch Knorpelüberzug befand. Es tritt somit eine Inaktivitätsatrophie von Knorpelsubstanz auf, bedingt durch den Nichtgebrauch der ursprünglichen physiologischen Anlage des Talocruralgelenkes zu ausgiebigeren Bewegungen im Sinne der Dorsalflexion. Inaktivität ist in diesem Falle gleichbedeutend mit Ruin. Knorpelsubstanz muss eben wie jedes andere Organ und Gewebe, z. B. Muskelgewebe, in Aktion gehalten werden. Die überknorpelten Gelenkflächen bedürfen der Artikulation mit anderen Gelenkflächen, um nicht zu atrophiren. Der von Henke nachgewiesene Knorpelschwund an luxirten Gelenkköpfen, verschiedene Immobilisirungsversuche an wachsenden Knochen haben bereits den sicheren Nachweis geliefert, dass zwischen der Ausdehnung von Bewegungen und Gelenkflächen eine Übereinstimmung herrscht. Wir finden auch in der Thierreihe den Umfang der überknorpelten Rollenkonvexität Schritt halten mit dem Umfange der Bewegungen. Bei Elephas z. B. ist der Fuß vorzüglich die Stütze des kolossalen Körpers, die Bewegungen im Talocruralgelenk sind nur geringfügig; der Umfang der Rolle ist daher sehr klein, er beträgt ungefähr 60° eines Kreisumfanges.

Beim Erwachsenen ist schließlich die Dorsalflexion (von der

senkrechten Stellung des Fußes zum Unterschenkel an) in geringerem Ausmaße möglich als die Plantarflexion. Bei einem Talus eines Erwachsenen fand ich die Sehne, über der sich die Rollenkonvexität in der Mittelebene des Talus aufbaut, 31,5 mm lang; der zugehörige Radius betrug 20,5 mm. Es findet ferner im Laufe der Entwicklung nicht bloß eine Reduktion des Knorpelüberzuges, sondern oft auch eine Verflachung der Konvexität statt.

Bezüglich der

Breitendimension der Talusrolle

bestehen gleichfalls Unterschiede zwischen den fetalen und ausgebildeten Formen. Die Talusrolle des Erwachsenen ist relativ breiter als die des Fetus und Neugeborenen. Die Breite der Rolle ist jedoch in den verschiedenen Theilen verschieden; vorn ist sie viel breiter als rückwärts. Die Verschmälerung der Rolle tritt erst von der rückwärtigen Hälfte der Rolle angefangen auf und wird namentlich dadurch bedingt, dass der fibulare Rollenrand rückwärts nach innen abschweift und dadurch die posteriore Hälfte der Rollenkonvexität medialwärts wendet. Der mediale und laterale Rollenrand konvergiren daher nach hinten. Langer führt die Verbreiterung der Rolle darauf zurück, dass sie innen in mehr senkrechter Richtung auf die Drehungsachse, außen aber in der Richtung der Ganglinie abgegrenzt ist.

Die Verbreiterung der Rolle nach vorn ist von hohem mechanischem Vortheil für den aufrechten Gang und Stand.

Würde beim Erwachsenen noch die fetale Talusform persistiren, wäre die Rolle schmal und die Dorsalflexion noch in so hohem Ausmaße möglich, dann müsste bei jedem Schritt der Fußrücken so nahe an den Unterschenkel kommen, dass dadurch das aufrechte Gehen in Frage gestellt wäre, oder es müsste eine große Muskelkraft aufgewendet werden, um den Fuß in jener Stellung festzuhalten, die zum aufrechten Gange nothwendig ist. Der Gang wäre unsicher und balancirend. Der Säugling hilft sich bei seinen ersten Gehversuchen oft auf die Art, dass er auf den Fersen geht und den Fuß in steter Dorsalflexion hält. Eben so wie der Fußrücken fast auf den Unterschenkel gelegt werden kann, so kann auch dieser bei zu starker Belastung sich fast auf den ersteren legen. Beim Knieen macht man nebst den entsprechenden Bewegungen im Hüft- und Kniegelenke eine Dorsalflexion im oberen Sprunggelenk. Da ist der

Unterschenkel der bewegte und der Fuß der ruhende Theil. Beim Neugeborenen kann nun der Unterschenkel dem Fußrücken viel näher gebracht werden als beim Erwachsenen, bei dem bald die Exkursionsgrenze gegeben ist. Die Fortsetzung der Kniebewegung geschieht nun durch die Abwicklung des Fußes vom Boden. Die Ferse wird gehoben und die Körperlast auf die Zehenballen geworfen. Der dahinter liegende Fußtheil wird nun im Metatarsophalangealgelenke so weit nach vorn geführt, bis er senkrecht zu den Zehen und zur Bodenfläche steht. Nun erfolgt der Schlussakt der Bewegung: die Erhebung auf die Zehenspitzen und die Senkung der Kniee bis zum Anstoß an den Boden. Der Körper ruht dann auf vier Punkten: den Zehenspitzen und den Knieen. Der Unterschenkel beschreibt vom Beginn bis zum Ende der Bewegung einen stumpfen Winkel von ungefähr 117°; circa 35 bis 40° davon entfallen auf die Bewegung im Talocruralgelenke. —

Beim Erwachsenen wird durch die Verbreiterung der Rolle nach vorn eine großartige mechanische Wirkung erzielt. Wie der Fuß in die Dorsalflexion gelangt, dann klemmt sich der Talus derart zwischen die Unterschenkelknochen ein, dass diese ihrerseits durch Bänderkraft den Gegendruck auf die Rolle ausüben und dadurch ein Hemmnis für die extreme Dorsalflexion bieten. Dieser einfache Mechanismus trägt zur Erhaltung der Stabilität des aufrechten Ganges sehr viel bei. Die Verschmälerung der Rolle nach hinten bewirkt bei der Plantarflexion die Ausführbarkeit ganz geringer Rotationsbewegungen um eine vertikale Achse, da die Tibiapfanne an dieser Stelle breiter ist als die Rolle. Schlottern des Gelenkes wird durch die Spannung der Bänder und Muskeln verhindert, welche den Fuß an den Unterschenkel fixiren und die Exkursionsgrenze der genannten Bewegungen (kleine Drehbewegung um den Malleolus fibularis) sehr bald setzen.

Die gracile Form der Talusrolle, die Schmalheit derselben beim Fetus zeigt Ähnlichkeit mit der Talusrolle bei vielen Primaten, z. B. Hylobates concolor, Cynocephalus Babuin. Bei den genannten Affen wird die Stabilität des Gelenkes theilweise durch das Ineinandergreifen des Tibiaendes und der gekehlten Rolle bewirkt, welche Einrichtung die seitlichen Bewegungen auf ein Geringes reducirt. Eine ähnliche Einrichtung haben wir oben für den Fetus aus der 10. Woche nachgewiesen. Die Spannung der Bänder und Weichtheile ums Gelenk trägt das Übrige zur Sicherung der Gelenkbewegungen bei.

Die Verbreiterung der Talusrolle beim Erwachsenen ist somit zurückzuführen auf die Herstellung der Stabilität des Fußskelettes als Stütze des aufrechten Körpers.

Zu erwähnen ist ferner, dass beim Fetus (gelegentlich auch beim Neugeborenen) die seitlichen Facetten steil von der Rollenkonvexität abfallen; sie bieten dadurch ein ähnliches Verhalten wie bei Cynocephalus oder Hylobates. Beim Erwachsenen fällt bekanntlich nur die laterale Facette steil ab, die mediale dagegen unter stumpfem Winkel. In der Verbreiterung des Malleolenabstandes ist gleichfalls der Ausdruck der Zunahme der Talusrolle in der Breitendimension zu sehen (s. II. Theil).

Die Gelenkfläche des Tibiaendes

ist gleichfalls charakteristisch gebaut (vgl. pag. 4). Ihr vorderer Rand steht höher als der rückwärtige, der äußere höher als der innere; die Facies talica tibiae steigt sanft in der Richtung nach vorn und außen an, sie sieht und öffnet sich nach diesen beiden Richtungen, sie liegt sowohl in der frontalen wie sagittalen Achse schräg. Der vordere und hintere Rand des Tibiaendes konvergiren außerdem nach innen gegen den Malleolus; der innere und äußere Rand konvergiren nach hinten, die mediale Seite ist daher schmäler als die laterale, die hintere Kante schmäler als die vordere. Dabei ist die Tibiahohlrolle vorn ungefähr so breit wie der Vorderrand der überknorpelten Talusrolle, rückwärts jedoch breiter als der Hinterrand der letzteren, in der Mitte hingegen schmäler als die mittlere Rollenbreite, weil letztere eigentlich erst von der Mitte ab an Breite abnimmt.

An einem normalen Präparate finde ich in Millimetern:

Tibiaende (Facies talica).			Talusrolle.
Länge des medialen	Randes	24[1]	
- - lateralen	der	29	
- - vorderen	Gelenk-	30	30
- - hinteren	fläche	21	18,5[2]

[1] Am Übergange der Malleolarfläche in die Facies talica tibiae = zur Artikulation mit der überknorpelten Rollenkonvexität des Talus bestimmt.

[2] Die hintere Rollenbreite des Talus wurde hinter der dreieckigen Abstumpfungsfacette am lateralen Rollenrand gemessen; von da ab verschmälert sich die Gelenkfläche noch intensiver, der Knorpelüberzug wird dünn und aufgefasert.

Der laterale Rollenrand ist ferner länger als der mediale, er schweift ferner nach hinten und innen ab und bewirkt durch diese Konvergenz mit dem medialen Rollenumfang die Verschmälerung der Rolle in der Rückhälfte.

Die größte Rollenbreite (Vorderrand der Gelenkfläche) ist ferner mehr als halb so lang wie die Taluslänge (auf der Dorsalfläche sagittal vom Sulcus pro Musc. flex. hall. long. bis zur Mitte des Oberrandes des Caput tali gemessen. Bei einem normalen Talus fand ich das Verhältnis in Millimetern = 58 : 35.

Die Pfanne der Tibia ist vorn gerade so breit wie die Rolle; rückwärts reicht sie bei der Berührung der Vorderränder beider Gelenkflächen bis zur inneren Kante der dreieckigen Abstumpfungsfacette, die sich am fibularen Rollenrande rückwärts findet. Die sagittale Ausdehnung der Tibiahohlrolle beträgt $^2/_3$ jener der Talusrolle. Wir kommen nun zur Besprechung der Dimensionen des Talus. Als Taluslänge wurde der sagittale Abstand des Sulcus muscularis[1] vom Oberrand des Caput tali auf der Dorsalseite gemessen. Als Talusbreite wurde der Vorderrand der Rolle gemessen. Die Maße sind in Millimetern angegeben.

Tabelle über die Längen- und Breitendimensionen des Talus.

Name und Alter	Länge	Breite	Name und Alter	Länge	Breite
Orang Utan	43	28	Kind 1 Jahr alt	24,5	15
Hylobates conc.	19	9	- $1^1/_4$ - -	26	14
Cynocephalus Bab.	27	15	- 3 - -	28	17
Gorilla ♀	42	25,5	Knabe 2 - -	28	16,5
Gorilla ♂	52	34	- $4^1/_2$ - -	37	20,5
Fetus $3^1/_2$ Monate	4	2,5	- 11 - -	47	27
- 5 -	6,5	3,5	Mann 19 - -	56	30
- 7 -	11	5	- erwachsen	57	32
- Schlusszeit	15	8,5	- -	58	35
Neonatus	20	11	- -	55	31
-	21	10			
-	21	11			
-	22	11			

[1] Sulcus muscularis = Sulc. pro Musc. flex. hall. long.

Wir ersehen aus der Tabelle, dass der Talus des Erwachsenen im Mittel 2,7 mal so lang, dagegen drei mal so breit ist als der des Neugeborenen; der Talus des Neugeborenen ist ferner im Mittel doppelt so lang als breit; der Talus des Erwachsenen ist im Mittel bloß 1,7 mal so lang als breit. Es findet somit in beiden Dimensionen ein intensives Wachsthum statt mit Prävalenz des Breitenwachsthums. Welchen Vortheil die größere Breite der Talusrolle für die Stabilität des aufrechten Ganges hat, ist bereits oben betont. Jener Theil des Taluskörpers, welcher die eigentliche Rolle trägt, wächst stärker in die Breite als der darunter liegende. Dies tritt oft ganz deutlich bei der inneren Seitenansicht des Sprungbeins zu Tage; die mediale Facette reicht weiter nach innen als der darunter liegende Theil des Körpers.

Unter den Affen herrschen in der Beziehung der Länge zur Breite des Talus ungleiche Verhältnisse; bei Orang Utan ist der Talus bloß 1,53 mal so lang als breit, bei Hylobates 2,1 mal, bei Cynocephalus 1,8 mal, bei Gorilla ♂ 1,53 mal, beim Gorilla ♀ 1,65 mal. Beim Fetus scheint ein intensiveres Längenwachsthum des Talus zu herrschen, denn im $3^1/_2$ Monate ist der Talus bloß 1,6 mal so lang als breit, im 5. Monate bereits 1,86 mal, im 7. Monate sogar 2,2 mal. Ich bemerke gleichzeitig, dass die Talusrolle bis zu diesem Stadium oft gerade so breit ist wie die laterale Rollenfacette hoch (von der Spitze derselben senkrecht hinauf bis zur äußeren Rollenperipherie); dasselbe Verhalten bietet Cynocephalus. Nun beginnt die Rolle intensiv in die Breite zu wachsen, und bald hat sie bereits die Höhe der lateralen Facette in Bezug auf die Dimension überflügelt. Beim 11jährigen Knaben ist die vordere Rollenbreite bereits um 3 mm größer als die Höhe der lateralen Facette beträgt, beim 19jährigen Mann bereits um 8 mm, beim Erwachsenen um ca. 9 mm. Die Rolle ist viel breiter geworden als hoch.

Noch interessanter als der Unterschied der Dimensionen ist der der Formen der Talusrolle.

C. Langer wies nach, dass die Sprungbeinrolle Theil einer Schraubenspindel sei, auf der das Schienbein mit seiner unteren Fläche als Schraubenmutter gleitet. Die schiefe Gangrichtung der Rolle wies er auch als typische Eigenthümlichkeit bei Säugethieren nach. Langer nahm ferner als Grundform der Talusrolle einen Kegel mit nach einwärts gewandter Spitze an, da der äußere Rollenumfang größer ist als der innere.

Ich glaube, organische Formen lassen sich nicht ganz genau in

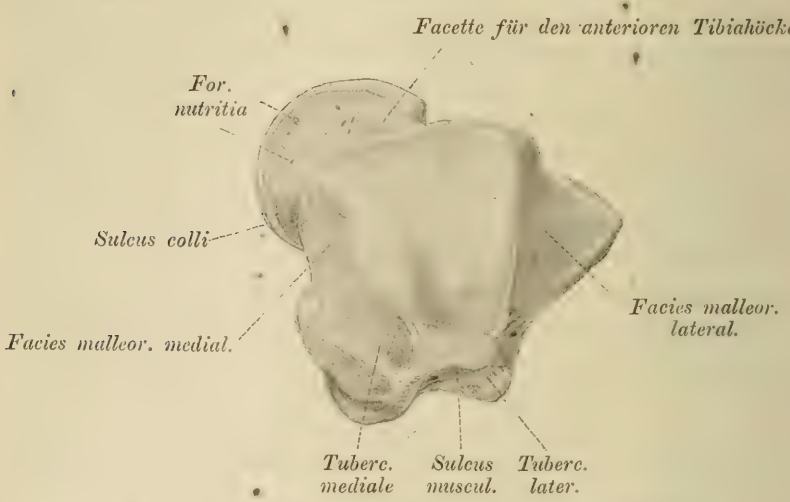
mathematisch-gesetzmäßige einzwängen; speciell für unseren Fall halte ich die Grundform der Rolle nicht für einen Kegel. Der laterale Rollenumfang ist ja nicht parallel dem medialen; während der letztere senkrecht auf der Rollenachse steht, ist der erstere schief zu ihr aufgerichtet, er schweift rückwärts nach innen ab und darauf beruht seine größere Länge. Der Längenunterschied ist aber nicht bedeutend, denn der mediale Rand reicht weiter nach vorn, der laterale weiter nach hinten. Henke betont ganz richtig, dass zwar die äußere Rollenperipherie größer ist als die innere, was aber auch zwischen zwei Gängen derselben Schraube der Fall sein kann, wenn sie auf verschieden weiten Cylindern um dieselbe Achse gedreht sind. Ich verweise diesbezüglich auf die Endgänge eines Bohrers. — Ferner ist der Radius beider Rollenränder öfters nicht der gleiche; häufig ist er lateral kürzer als medial. Die Rollenoberfläche ist ferner sagittal gekehlt und eine solche Kehlung ist an und für sich unvereinbar mit einer Kegelfläche. Von dieser Kehlung habe ich oben bereits nachgewiesen, dass sie als abgeschwächter Zustand der beim Embryo aus der 10. Woche sich vorfindenden, primitiven säugethierähnlichen Schraubenform aufzufassen ist. Die Tibia greift mittels einer sagittalen Erhabenheit an ihrer Unterfläche in diese Kehlung ein und schleift in ihr. Parallel der intensiveren Kehlung der Rolle beim Fetus ist auch die in denselben hineingreifende sagittale Wulstung des Tibiaendes beim Fetus ausgeprägter als beim Erwachsenen. Der Höcker in der Mitte des Vorderrandes (Abschluss der sagittalen Wulstung) reicht tiefer herab als beim Erwachsenen. Durch dieses Ineinandergreifen der Tibia und des Talus wird eine gewisse Sicherheit der Bewegungen bewirkt, die lateralen Verschiebungen werden auf ein Minimum reducirt.

Die Talusrolle des Gorilla ist im lateralen Theil viel konvexer als im medialen. Der Außenrand steht ferner höher als der Innenrand; er ragt keilartig zwischen die beiden Unterschenkelknochen hinauf. Während beim Erwachsenen die Tibia und Fibula unter rechtem Winkel zusammenstoßen, lassen sie bei Gorilla einen keilförmigen Raum zwischen sich, der bestimmt ist zur Aufnahme des äußeren Rollenumfanges. Tibia und Fibula sind an den ihm zugekehrten Flächen glatt. Im fetalen Leben ist der laterale Rollenrand gleichfalls höher als der mediale, und selbst beim Neugeborenen ist dieses Verhalten oft noch sehr deutlich ausgesprochen (siehe pag. 13).

Der vorderste und hinterste Theil der Rollenkehlung ist bei

Gorilla sanft grubig vertieft für die entsprechenden Höcker des Tibiaendes. Der vordere Höcker liegt mehr fibularwärts und stößt bei extremer Dorsalflexion in die vordere Vertiefung der Rolle; der hintere Höcker stößt bei der extremen Plantarflexion in die entsprechende hintere Grube der Kehlung. Bei dem Extrem der Bewegung erfolgt somit eine knöcherne Hemmung. Die beiden Höcker bezeichnen den vorderen und hinteren Abschluss der sagittalen Wulstung, welche in der Kehlung der Talusrolle läuft. Legt man z. B. ein Lineal oder dergleichen quer auf die Talusrolle, so dass beide Rollenränder berührt werden, dann wird die Art der Kehlung, die

Fig. 7.



Rechter Talus des Gorilla ♂ (Dorsalansicht, fast natürl. Größe).

schiefe Lage der Rolle sehr deutlich. Der Vorderrand der überknorpelten Rolle ist bei Gorilla schwach bogenförmig mit der Konvexität nach vorn. Der äußere Theil desselben steht ganz frei da, denn das Collum tali geht nur von dem inneren größeren Theil des Körpers ab; der Außenrand des — übrigens kurzen — Halses stößt unter rechtem Winkel an den Vorderrand der Rolle. Dieser ist viel breiter als der Hinterrand (38 mm : 18,5 mm beim Gorilla ♂), weil die beiden Rollenränder stark nach rückwärts konvergiren.

Beim Gorilla ist das Tibiaende entsprechend der Schieflage der Rolle auch schräg gestellt, außen höher als innen. Die Facies talica tibiae ist in ihrer äußeren Hälfte etwas gewölbt; zu beiden Seiten dieser Wölbung, die in die Kehlung der Talusrolle eingreift, befinden

sich anstoßend an den Malleolus medialis und die Incisura fibularis Vertiefungen, in denen die erhabenen Rollenränder des Talus spielen. Die laterale Einsenkung ist förmlich grubig vertieft, entsprechend dem erhabeneren lateralen Rollenumfang. Der Vorderrand der Facies talica tibiae ist gekrümmt und viel länger als der Hinterrand (40 mm : 21,5 mm bei Gorilla ♂ . Der Außenrand steht bedeutend höher als der Innenrand, doch differiren sie nicht bemerkenswerth an Länge. Die Umrisse der Facies talica tibiae des Gorilla ergeben somit ein gleichschenkliges Trapez mit der Basis vorn. Die Gelenkfläche der Facies talica setzt sich auf den Vorderrand des anterioren Höckers (s. oben) lippenförmig fort; letzterer stößt bei extremster Dorsalflexion mit einer glatten Facette am äußeren Theil des Collum tali zusammen, wodurch eine knöcherne Hemmung eintritt (s. Fig. 7).

Bei Orang tritt der Charakter der Kehlung der Rolle sehr deutlich hervor, eben so bei Cynocephalus und Hylobates. Die Rolle trägt bei ihnen entschieden Schraubencharakter.

Facies triangularis tali.

Plica tibio fibularis.

Der fibulare Rollenrand schweift in der rückwärtigen Hälfte in zwei Flügel aus, in einen oberen flacheren und einen unteren konvexeren. Beide umschließen eine dreieckige Facette mit der Spitze nach vorn; die Basis fällt in die Verlängerung des Hinterrandes der fibularen Rollenfacette (s. Fig. 11). Diese dreieckige Facette ist entstanden durch Abstumpfung des lateralen Rollenrandes. Es entspricht ihr am Unterschenkel eine derbe, mächtige Kapselduplikatur, die sich in der Rückhälfte des Sprunggelenkes zwischen der Tibia und der Fibula befindet. Sie kommt aus der Incisura fibularis tibiae hervor, lagert sich dann als Duplikatur an die Unterfläche der Tibia an, verläuft eine Strecke lang auf derselben, schlägt sich dann mit scharfem, bogenförmigen Rande um und befestigt sich an der oberen Umgrenzung der Gelenkfläche des Malleolus fibularis. Nach rückwärts hin verbreitert sie sich und geht ins Ligam. tibio-fibular. postic. über. Diese Falte ist ein konstanter Befund beim Fetus wie beim Erwachsenen. Ein förmlicher Abdruck dieser Falte ist die oben besprochene dreieckige Abstumpfungsfacette = Facies triangularis tali. Die Falte schiebt sich wie ein Kissen zwischen die Tibia und den lateralen Talusrand. Bei Orang und

Hylobates ist der laterale Rollenrand im ganzen Umkreise scharf, bei Gorilla ist diese Abstumpfungsfacette angedeutet, bei Cynocephalus konnte ich sie nachweisen, allerdings war dies der einzige Affe, bei welchem mir ein Gelenkpräparat zur Verfügung stand; von den übrigen Affen untersuchte ich bloß die Skelette.

Diese Falte bietet beim Menschen selbst ein verschiedenes Verhalten; bei einigen ist sie eine bloße Reservefalte, sie schlüpft bei der Dorsalflexion des Fußes, bei welcher der vordere breitere Rollentheil die Unterschenkelknochen aus einander drängt, zwischen diese hinein. So entsteht ein Recessus des Gelenkes, der sich ungefähr 1 cm hoch hinauf erstrecken kann (s. Fig. 1). In der anderen Reihe

Fig. 8.

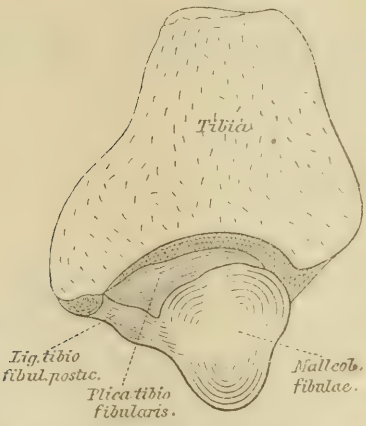


Fig. 9.

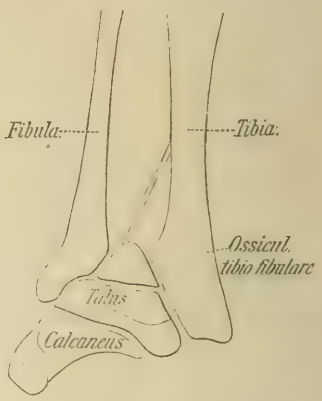


Fig. 8. Medianschnitt durch die Pfanne der Talusrolle; Ansicht des lateralen Segmentes; die Tibia und der Malleolus fibularis sind verbunden durch das Ligamentum und die Plica tibio-fibularis.

der Fälle ist diese Falte fest und derb, sie fühlt sich ganz hart an, so dass mich dies auf die Vermuthung brachte, ob nicht zwischen dieser Falte und einem meniscoidalen Gebilde, das ich im oberen Sprunggelenke mancher Beutelthiere fand, eine Beziehung besteht.

Bei Phascolomys fossor und bei Phascolomys Wombat besteht folgender Zustand: Bei der Betrachtung des Knöchelgelenkes von der Rückseite fällt auf den ersten Blick ein keilförmiger Knochen auf, der sich zwischen die beiden Unterschenkelknochen einschiebt und eine fibröse Fortsetzung nach vorn ins Sprunggelenk sendet. Dieser Zwischenknochen ruht auf dem Talus, der sich in starker Pronationsstellung befindet; seine fibulare Malleolarfläche sieht nach außen oben, während die Rollenfläche stark nach innen abfällt.

Dieser Zwischenknochen = Os tibio-fibulare postic. ist nach Art eines Sesambeines postirt. Er liegt nämlich innerhalb des Ligam. tibio-fibul. postic.; nach oben geht ein fibröser Strang zur Tibia, nach beiden Seiten ziehen die letzten Reste des Ligam. tibio-fibul. postic. zur Tibia und zu der recht kräftigen Fibula (Fig. 9). Durch diese Ossifikation des Ligamentes wird eine intensivere Dorsalflexion im oberen Sprunggelenke gehemmt. Diese Einrichtung steht vielleicht in Beziehung mit der Lebensweise dieses Thieres, das sich, wie Brehm berichtet, weite Höhlen und sehr tiefe Gänge gräbt, in denen es seine Schlafstätte aufsucht.

Einen noch interessanteren Zustand fand ich bei Dasyurus Maugei. Dieses Beutelthier zeichnet sich durch eine große Mannigfaltigkeit der Fußbewegungen aus.

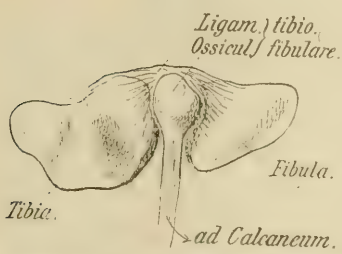
Die Dorsalflexion ist in viel geringerem Ausmaße möglich als die Plantarflexion; letztere kann bis zur völligen Streckung des Fußes erfolgen (Fuß in der Achse des Unterschenkels). Die Adduktion ist in der extremen Dorsalflexion nur in minimalstem Grade möglich. Je mehr der Fuß in die Plantarflexion geführt wird, desto ausgiebiger wird die Adduktionsmöglichkeit des Fußes. Die Abduktionsbewegung tritt zurück gegenüber der Adduktion. Nebst diesen Rotationsbewegungen um eine senkrechte Achse sind noch die Pronations- und Supinationsbewegung in hohem Maße bis zur Senkrechtstellung der Sohle möglich; bei ersterer sieht sie nach außen, bei letzterer nach innen. Dasyurus geht nach Brehm auf der ganzen Sohle; er ist ferner vorzüglich ein Erdthier und im Gegensatze zu anderen Raubbeutelthieren ein ungeschickter Kletterer.

Im Sprunggelenke befindet sich rückwärts zwischen der Tibia und Fibula ein Knöchelchen von fast Reiskorngröße. Es hängt rückwärts mit der Kapsel zusammen, zu beiden Seiten befinden sich ligamentöse Züge zur Tibia und Fibula (Fig. 10). Es liegt also wie ein Sesambein in dem Lig. tibio-fibul. postic. und ist durch centrale Ossifikation desselben entstanden zu denken. Dieses Ossiculum tibio fibulare sendet nun nach vorn einen Bandschenkel aus, der sich in den Gelenkspalt zwischen die Tibia und Fibula einlagert und fortsetzt; vorn hängt er mit der Kapselwand zusammen, doch lässt sich eine deutliche Fortsetzung dieses intraartikulären schmalen Bandes noch bis zum Calcaneus verfolgen. Dasselbe zieht nämlich nach Erreichung der vorderen Kapselmembran nach außen über die laterale Fläche des Talus und inserirt außen am Fersenbein unterhalb der großen Gelenkfläche seines Körpers. Das Knöchelchen greift in

die Kehlung des stark pronirten Talus ein. Es enthält, histologisch untersucht, zahlreiche Knochenzellen.

Beim Fetus findet man die bereits oben erwähnte Plica tibio fibularis (konstanter Befund beim Erwachsenen) und außerdem verschiedentlich derbe, aus faserigem Bindegewebe gebildete Kapseleinbuchtungen, die faltenartig in den Gelenkraum hereinhängen; es wäre nun möglich — wenigstens leicht denkbar — dass durch das Gegeneinanderwachsen dieser Falten und durch das schließliche Verwachsen derselben eine Bildung zu Stande kommt, die in Beziehung zu bringen wäre mit der Meniscusbildung bei Dasyurus. Henle hat bereits (Bänderlehre, 1856) darauf hingewiesen, dass »Synovialfortsätze als reducirte Bandscheiben und Bandscheiben als entwickelte Synovialfortsäte« aufzufassen sind, im Grunde genommen ist es der gleiche histologische Bau. Der in das Lig. tibio-fibul. post. des Dasyurus eingelagerte Knochenkern ist durch Ossifikation des fibrillären Bindegewebes entstanden. Bei der Dorsalflexion des Fußes geräth dieses Band in starke Spannung und gestattet die Bewegung nur bis zu seiner Elasticitätsgrenze. Ist nun das Lig. tibio-fibulare post. ossificirt, dann wird die Hemmung der Dorsalflexion natürlich noch früher erfolgen. Über die Ursache dieser Knocheneinlagerung vermag ich nichts Bestimmtes zu sagen; möglicherweise giebt die extreme Spannung, unter der das Band steht, den Anlass zur Ossifikation. —

Fig. 10.



Pfanne des Talocruralgelenkes. Ansicht von unten.

Mitunter findet man auch am vordersten Theile des lateralen Rollenumfanges eine sanfte Abstumpfung, bewirkt durch das Auf- und Abgleiten des Lig. tibio-fibul. antic. — Der mittlere Theil der Rollenperipherie bleibt stets scharf.

Die Seitenfacetten der Rolle und die Malleolen.

Die Form und Ausdehnung der Seitenfacetten geht parallel der Stellung der Malleolen beziehungsweise der Ausdehnung ihrer Gelenkflächen. In dem von Henke und Reyher gefundenen Phalangistastadium des menschlichen Embryo (5.—6. Woche) sieht die fibulare Facette nach oben, der Talus steht in starker Pronation.

Die Fibula liegt auf dem Talus, die Tibia neben ihm. In dem von mir gefundenen Cynocephalusstadium (10. Woche ist der Talus aus der extremen Pronationsstellung herausgerückt; die fibulare Rollenfacette sieht nach außen, die Fibula liegt nun neben dem Talus und die Tibia auf ihm.

Der Malleolus tibialis reicht in frühesten Stadien tiefer herab als der Malleolus fibularis. Gegenbaur hat nachgewiesen, dass bis gegen den 7. Fetalmonat der tibiale Malleolus über den fibularen prävalirt. In diesem Stadium erscheinen beide Malleolen gleich hoch und von da ab tritt der tibiale Malleolus zurück, während der fibulare eine größere Ausdehnung zu gewinnen beginnt.

Bei den Affen ist im Allgemeinen der mediale Malleolus stärker als der laterale; bei Gorilla reichen sie ungefähr gleich tief herab.

Lucae findet beim Malaien, dass der Malleolus externus nicht so tief herabreicht als es im Verhältnis zum Malleolus internus beim Europäer der Fall ist. Wiedersheim wies diese Prävalenz des fibularen über den tibialen Malleolus auch beim Australneger nach. Bei einem Feuerländer[1] fand ich den Malleolus tibialis etwas tiefer herabreichen als beim Europäer, eben so bei einer Australierin vom Murayfluss[2] und bei einem Eingeborenen der Philippinen[3]. Das Übergewicht des tibialen über den fibularen Knöchel beim Fetus bis zum 7. Monate ist wohl als atavistischer Befund zu deuten, als ein Zeugnis der primitiven Stellung des Talus und damit des Fußes überhaupt. Je mehr der Talus aus der Schieflage in die Querlage, aus der Pronation in die Supination rückt, desto mehr gewinnt der fibulare Malleolus das Übergewicht über den tibialen. Durch die Umlagerung des Talus wird die fibulare Facette, die ursprünglich nach oben sah, in die senkrechte Stellung überführt; parallel dieser Senkrechtstellung der Gelenkfläche rückt auch der Malleolus fibularis herunter. Der Zug der am Malleolus fibularis inserirenden Bänder trägt sicherlich auch zur mächtigen Entfaltung desselben bei. Er erlangt schließlich das Übergewicht über den Malleolus tibialis. Beim Neugeborenen reicht der Malleolus med. sehr häufig noch relativ weiter herab als beim Erwachsenen. Die Stellung der Knöchel beim Menschen ist also gleichfalls ein Produkt des aufrechten Ganges; die Hauptlast des Körpers ruht auf dem

[1] Anatomisches Museum in Zürich.
[2] Anatomisches Museum in Freiburg.
[3] Anatomisches Museum in Breslau.

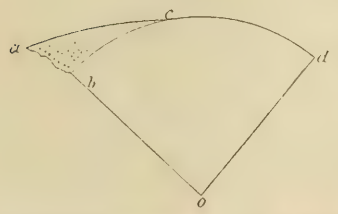
äußeren Talustheil; gleichzeitig mit ihm sinkt auch der fibulare Malleolus tiefer[1].

Die Form und Stellung der seitlichen Rollenfacetten ist ein Abdruck jener der Knöchel.

Die Rollenfacetten unterscheiden sich von einander durch ihre Form und Ausdehnung, ihre Richtung und Bedeutung.

Die laterale Rollenfacette ist nur unbedeutend größer als die entsprechende Facette des Malleolus fibularis. Sie ist ferner ungefähr dreimal so groß als die mediale Facette und hat die Form eines Kreissektors mit dem Centrum in der Spitze des Malleolus. Der Radius desselben ist kürzer als die Breite der Rolle in der Mitte (bei einem Erwachsenen: 26 mm : 33 mm) und auch kürzer als die Sehne, über welcher der laterale Rollenrand konstruirt ist (26 mm : 36 mm). Der letztere schließt in dem rückwärtigen Theile die bereits besprochene dreieckige Abstumpfungsfacette ein ($\Delta\, a\, b\, c$). Die äußere Rollenfacette setzt unter rechtem Winkel von der Rollenkonvexität ab. Sie ist ferner in vertikaler Richtung gehöhlt; dieser Zustand wird durch das starke Vorspringen der untersten Partie der Facette bewirkt, des Proc. fibularis oder lateralis tali, der sich zwischen die Fibula und den Calcaneus einschiebt. Auf seiner oberen Fläche ruht der Malleolus fibularis, an seiner unteren Fläche trägt er den äußeren Theil der Cavitas glenoidalis. Der vordere und hintere Rand der lateralen Facette stoßen im Centrum des Kreissektors unter rechtem Winkel zusammen, daher beträgt der Oberrand der Facette ein Viertel eines Kreisumfanges. An die laterale Facette schließen sich nun vorn und rückwärts schmale knorpellose Streifen an, die zum Ansatz der Kapsel und der Bänder dienen.

Fig. 11.



a b c Facies triangularis tali. *o b c d* Facies fibularis tali.

Der Processus fibularis oder lateralis tali sieht von der Kleinzehenseite betrachtet aus wie eine abgestutzte dreiseitige Pyramide. Die eine Fläche gehört der lateralen Talusfacette an; die

[1] Bei Elephas reicht der sehr mächtige Malleolus fibularis tief herab; er zieht am Talus vorbei zum Calcaneus, welcher ein förmliches Sustentaculum fibulae abgiebt. Der Malleolus artikulirt mit beiden; die kolossale Körperlast wirkt eben am intensivsten auf den lateralen Talustheil, d. h. auch die Querstellung der Rolle. Der tibiale Malleolus ist stark reducirt.

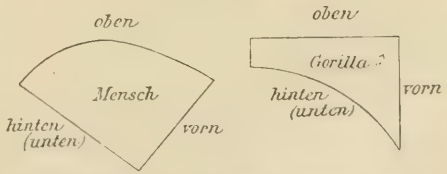
vordere und hintere Kante derselben stoßen unter rechtem Winkel zusammen, beide verlaufen in der normalen Taluslage nach auf- und einwärts, die eine nach vorn, die andere nach rückwärts. Die laterale und die untere Fläche des Processus fibularis stoßen an der Basis desselben unter rechtem Winkel zusammen. Seine Vorderfläche ist knorpellos und stellt die hintere Wand des Sinus tarsi dar; sie steigt steil auf und geht dann unter stumpfem Winkel in die untere Fläche des Collum tali über, der von der Kleinzehenseite betrachtet wirklich das Aussehen eines Halses hat, da die obere, die äußere und die untere Fläche des Talus unter mehr oder minder großen Einsenkungen vom Körper absetzen und dann das »Collum tali« bilden.

Die Höhe der lateralen Facette bei Gorilla ist länger als die mittlere, dagegen kürzer als die vordere Rollenbreite; der äußere und der innere Rollenrand konvergiren eben stark nach rückwärts. Die laterale Facette setzt ferner von der Rollenkonvexität unter einem Winkel ab, der kleiner ist als ein rechter, daher das keilartige Aussehen der lateralen Rollenpartie.

Andere Affen zeigen auch das Verhalten, dass die äußere Rollenfacette eben so hoch ist als die Rolle breit, z. B. Cynocephalus. Bei einem Fetus von 7 Monaten fand ich dasselbe; ferner findet man oft beim Fetus, mitunter auch beim Neugeborenen, die laterale Facette unter etwas kleinerem Winkel von der oberen Rollenfläche absetzen als beim Erwachsenen. Der äußere Rollenumfang ist in diesem Zustande keilähnlich.

Der Proc. fibularis tali des Gorilla ist etwas mächtiger entwickelt als beim Menschen; er springt mehr nach außen vor und giebt thatsächlich eine Stütze, ein Sustentaculum für den fibularen Knöchel ab. Dadurch erscheint auch die Konkavität der lateralen Facette in der frontalen Richtung verstärkt. Der Proc. fibularis nimmt ferner einen größeren Theil der lateralen Facette ein als beim Erwachsenen. An den Rückrand derselben grenzt bei Gorilla ein breiter, knorpelloser, gefurchter Streifen, der in seinem oberen Theil mehrere Ernährungslöcher enthält. Der Grundschnitt des Proc. fibularis an seinem Ansatz ist beim Erwachsenen ein Kreis-

Fig. 12.



Sagittalschnitt durch den Ansatz des Proc. fibularis beim Menschen und Gorilla.

ausschnitt, da die laterale Facette in sagittaler Richtung gewölbt ist; bei Gorilla hingegen ist er ein rechtwinkliges Dreieck; den rechten Winkel schließen die äußere und vordere Fläche des Proc. fibularis ein. Die äußere Fläche ist eben. Sie und die untere wie diese und die vordere Fläche schließen mit einander spitze Winkel ein.

Die mediale Facette der Rolle

setzt unter einem stumpfen Winkel (entsprechend dem zwischen der Tibia und ihrem Malleolus) von der Rollenkonvexität ab. Dieser stumpfe Winkel vergrößert sich öfters unmerklich nach hinten. Bei der Ansicht des Talus von oben sieht man daher nebst der Rollenkonvexität die mediale Facette, während von der steil abfallenden lateralen Facette nur der untere, nach außen zum Proc. fibularis abgebogene Theil sichtbar ist.

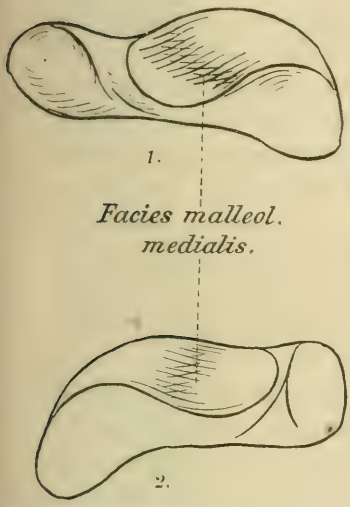
Die mediale Facette erscheint wie vorgeschoben gegenüber der lateralen. Der vordere Rand der medialen Facette giebt annähernd die Grenze an, bis zu welcher der primitive Knorpelüberzug der Rolle gereicht hat. Dieser vordere Theil der medialen Facette erhält sich desshalb, weil die tibiale Gelenkfläche beim Großzehenstand- und -gang mit ihr artikulirt. Bei demselben wird nämlich das Körpergewicht auf die Großzehen geworfen, die Tibia rückt medialwärts weiter nach vorn und desshalb behält dieser medialste Theil seinen Knorpelüberzug, während der übrige vorderste Theil der Rollengelenkfläche aktionslos dasteht und einem Schwunde anheimfällt. Im gewöhnlichen Stande steht die vorgeschobene Partie des medialen Rollenumfanges ganz frei ohne Artikulation da, und selbst beim Großzehenstand bleibt der allervorderste (*v*) überknorpelte Theil der medialen Facette frei, ferner erscheint er oft nach innen abgebogen, entsprechend der medialen Ablenkung des Halses (s. Fig. 19).

C. Hüter erwähnte bereits in seinen »Anatomischen Studien an den Extrem.-Gelenken Neugeborener und Erwachsener« dieses Theiles der medialen Facette und betonte, dass dieses vorderste Stück der letzteren mit Knorpel überzogen bleibt, trotzdem es selbst bei extremster Dorsalflexion mit der Gelenkfläche der Tibia nicht in Kontakt tritt. Hüter konnte für diese Erscheinung keine Ursache finden.

Wahrscheinlich ist auch hierin der letzte Rest eines primitiven Zustandes zu sehen. Betrachtet man den Talus eines Fetus oder sogar eines Neugeborenen von der Großzehenseite, so fällt neben

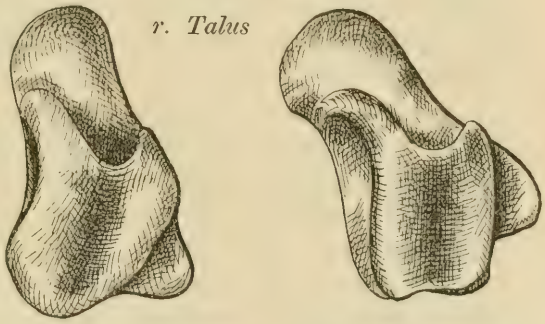
der Niedrigkeit des Sprungbeins die große Ausdehnung der medialen Rollenfacette auf. Sie reicht tiefer herab (oft bis unter die Hälfte der Rollenhöhe) und weiter nach vorn als beim Erwachsenen; sie stößt fast mit der Gelenkfläche fürs Caput tali zusammen. Es trennt die beiden Gelenkflächen beinahe nur der Kapselansatz. Beim Erwachsenen jedoch tritt der Vorderrand der medialen Facette zurück und es bleibt zwischen ihm und der Gelenkfläche des Caput tali eine knöcherne Partie von circa 10 mm eingelagert (s. Fig. 19). Den gleichen Zustand, den wir in der menschlichen Entwicklung

Fig. 13.



Umrisszeichnung der medialen Talusfläche bei Cynocephalus sp. (*1.*) *T* (r. Talus) und bei einem Neugeborenen (*2.*) (l. Talus). (Vergr. fast 2 : 1.)

Fig. 13 *a*.



eines Neugeborenen und eines Cynocephalus Babuin. Ansicht von oben (Vergr. fast 2 : 1).

vorübergehend finden, beobachten wir bei Cynocephalus stabil; auch da stößt der Hinterrand der Gelenkfläche des Caput fast mit dem Vorderrand der medialen Facette zusammen. Bei ihm ist der tibiale Malleolus sehr kräftig, er trägt an seiner dem Talus zugekehrten Partie eine bauchige, flachkugelige Gelenkfläche, die in der entsprechend vertieften medialen Talusfacette gleitet; bei der in einem sehr hohen Grade möglichen Dorsalflexion rückt in Folge der schiefen Gangrichtung des oberen Sprunggelenkes die auf den stark medialwärts ablenkenden Hals vorgeschobene Facette des Talus auf den Malleolus tibialis; in dieser Situation wird nun der Talus vom medialen und lateralen Malleolus wie in einem Schraub-

stock festgestellt und die Dorsalflexion stabilisirt. Die starke Ablenkung des Halses medialwärts, die große Länge desselben auf der Außenseite, die Ausdehnung der inneren Rollenfacette weit nach vorn auf den medialwärts ablenkenden Hals, die Fähigkeit der starken Dorsalflexion hat der Fetus und der Neugeborene mit Cynocephalus gemeinsam. Bei einem Eingeborenen der Philippinen (Breslauer anatom. Museum) fand ich die mediale Facette weit nach vorn reichend; ihre vorderste Partie war nach innen abgebogen und war höher als der darunterliegende Theil des Taluskörpers.

Durch den aufrechten Gang, durch das Nichtausnützen der ursprünglichen Anlage zu einem größeren Bewegungsspielraum, durch die Einschränkung der Dorsalflexion atrophirt der aktionslos dastehende Knorpelüberzug der vorderen Partien der Gelenkfläche, und schließlich finden wir innerhalb der Kapsel entknorpelte Knochenstellen. Der Knorpelschwund schreitet gleichmäßig vor und schließlich bleibt noch ein Rest der ursprünglichen Ausdehnung der medialen Rollenfacette übrig, die schon beim Neugeborenen ähnlich wie bei Cynocephalus den übrigen Theil der Gelenkfläche überragte. Desshalb findet sich beim Erwachsenen der vorderste Theil der medialen Facette noch überknorpelt, trotzdem er sich an der Artikulation nicht betheiligt. Er stellt somit den Überrest des primitiven Zustandes dar.

Die mediale Facette ist circa ein Drittel mal so klein und in ihrer größten Höhe (vorderste Partie) bloß halb so hoch als die laterale Facette. An drei normalen Sprungbeinen fand ich das absolute Verhältnis der Höhen in mm = 21 : 11; 25,5 : 12,5; 27 : 14.

Die mediale Facette hat ferner eine sichelförmige Gestalt mit der Spitze nach hinten; letztere erreicht nicht das Ende der Rolle. Die mediale Facette reicht weiter nach innen als der darunter liegende Theil des Taluskörpers, sie springt daher vor. Ursache davon ist das stärkere Breitenwachsthum der eigentlichen Rolle (s. pag. 24). Nach unten setzt die mediale Facette in einer schwach konkaven Linie ab vom Taluskörper; dessen Innenfläche ist rauh und uneben und enthält kleine Ernährungslöcher. Die mediale Facette des Gorilla setzt unter ganz stumpfem Winkel von der oberen Rollenfläche ab; sie ist vorn etwas höher als beim Menschen und springt nicht über das Niveau des Taluskörpers vor. Sie ist ferner in ihrer Vorderhälfte schwach grubig vertieft zur Aufnahme des tibialen Malleolus; nach rückwärts geht sie gleichfalls in eine Spitze aus. Während jedoch beim Erwachsenen die mediale Facette scharf

absetzt von der darunter liegenden Fläche des Körpers, geht sie bei Gorilla in die Körperfläche und in das äußerst kräftig entwickelte Tuberculum mediale (s. tibiale) des Proc. posterior tali über (s. Fig. 7). Dieses wird zu einem Stützpunkt des tibialen Malleolus. Der Vorderrand der medialen Facette setzt scharf ab; er begrenzt den später zu besprechenden Sulcus colli superior; nach unten geht der Vorderrand unter sanfter Biegung in den Vorderrand des Tuberculum tibiale des Proc. posterior über. — Beim Cynocephalus fällt die mediale Facette steil ab; sie bietet die Pfanne für den Malleolus tibialis, der eine bauchige Gelenkfläche trägt.

Der Befund bei einem 7monatlichen Fetus wurde gleichfalls bereits erwähnt, bei dem die mediale Facette steil absetzte und viel tiefer (bis unter die Hälfte der Rollenhöhe) reichte als beim Erwachsenen, entsprechend der größeren Ausbildung des Malleolus tibialis. Die mediale Facette ging ferner in dem genannten Stadium in die Innenfläche des Taluskörpers, ohne abzusetzen, über.

Der Processus posterior tali.

Die Rolle geht nach rückwärts in den sogenannten Processus posterior tali über; derselbe ist mehr medianwärts gewandt. Er ist niedrig und am Frontalschnitt annähernd rechteckig. Die Ausdehnung in die Breite ist doppelt so groß wie die in die Höhe. Oben bildet er die hintere Grenze des Knorpelüberzuges der Rolle. Er besteht im Wesentlichen aus zwei Höckern, einem Tuberculum mediale und laterale, zwischen denen eine tiefe, breite und glatte Furche von oben außen nach unten innen verläuft = Sulcus muscularis tali. In ihr gleitet die Sehne des Musc. flex. halluc. longus. Das Tuberculum mediale hat, von innen her betrachtet, das Aussehen eines Processus mastoideus en miniature. Die Oberfläche desselben ist rauh und mit kleinen Ernährungslöchern versehen. Der Vorderrand des Tuberculum mediale geht bogenförmig in den Unterrand des Taluskörpers über. Dieser ist auf der medialen Seite vorn höher als hinten; sein Ober- und Unterrand konvergiren nach hinten.

Das Tuberculum laterale ist mitunter an der Hinterfläche gefurcht; es ist etwas niedriger und breiter als das Tuberculum mediale. Zwischen dem Tuberculum laterale und der Facies triangularis tali (s. oben) verläuft eine quere Furche, in der sich die Kapsel ansetzt. Das Tuberculum laterale ist mitunter vom Taluskörper losgelöst und führt als solches den Namen Os trigonum. In diesem

Falle ist es durch straffes Bindegewebe an den Talus geknüpft. Am Tuberculum laterale inserirt das Ligamentum talo-fibulare posticum. — Die untere Fläche des Processus posterior trägt den rückwärtigen Theil der Cavitas glenoidalis tali.

Ein wesentlich anderes Bild bietet der Processus posterior des Gorilla. Er ist vor Allem viel stärker entwickelt, viel energischer in seinen Formen; er ist ferner ungefähr so hoch wie breit und sein Grundschnitt ist rhombusartig. Er ist ferner stark medialwärts gerichtet. Der Sulcus muscularis ist viel breiter und tiefer; er nimmt den größten Theil der Rückfläche des Processus posterior ein und drängt die beiden Tubercula förmlich aus einander (s. Fig. 7 und 14).

Das Tuberculum mediale ist beim Gorilla zu einem förmlichen Tuber ausgewachsen. Sein Vorderrand geht unter sanfter Biegung über in den Vorderrand der medialen Facette. Das Tuberculum mediale betheiligt sich nicht an der Bildung der Facies articularis lateralis tali (Cavitas glenoidalis); es ist durch die ganze Breite des Sulcus muscularis an der Rückfläche und des Sulcus interarticularis an der Unterfläche von ihr geschieden. Beim Gorilla ♂ betrug der Abstand der Spitze des Tuberculum mediale von dem nächsten Punkt der Cavitas glenoidalis = 13 mm, während beim Menschen das Tuberculum mediale die hintere innere Ecke der Cavitas glenoidalis trägt. Entsprechend diesem Befund ist letztere beim Gorilla rückwärts schmal und verbreitert sich nach vorn, beim Menschen gerade umgekehrt.

Ein sehr kräftig entwickeltes Tuberculum mediale fand ich in zwei Fällen beim Erwachsenen. Das Tuberculum mediale ragte stark nach innen und hinten vor und war durch die ganze Breite des Sulcus muscularis vom Tuberculum laterale des Processus posterior und der Gelenkfläche geschieden. Es fällt mir nicht ein, diese beiden Befunde als »pithekoid« anzusprechen. Sie können ja durch äußere Ursachen bedingt sein. Vielleicht sind aber die letzteren ähnliche wie beim Gorilla? Vorläufig muss ich die Antwort schuldig bleiben. — Zwischen dem Tuberculum mediale und dem unteren Rand der medialen Rollenfacette befindet sich eine glatte, seichte Grube, welche die Stützfläche des Malleolus tibialis abgiebt. Im Übrigen ist das Tuberculum mediale an der Außenfläche gerifft und rauh.

Das Tuberculum laterale ist viel schwächer als das mediale; es trägt an seiner Unterseite allein die hinterste Partie der Cavitas

glenoidalis, während letztere beim Menschen sich auf die Unterfläche beider Tubercula erstreckt. Auch bei Cynocephalus sp. bezeichnet der Außenrand des Sulcus muscularis die Grenze der Gelenkfläche. Doch ist dieses Verhalten bei Cynocephalus nicht so ausgesprochen wie beim Gorilla, bei dem das Tuberculum mediale des Processus posterior sehr groß ist und ganz frei steht.

Bei Hylobates concolor liegt der Calcaneus lateralwärts unter dem Talus, so dass der mediale Theil des letzteren ganz frei steht. Henke und Reyher haben gefunden, dass in frühesten Embryonalstadien (bis zur 5. Woche) von einer Gewölbebildung des Fußes noch keine Spur vorhanden ist, der Calcaneus liegt außen neben dem Talus, nicht unter ihm. In den darauffolgenden Phasen beginnt erst die Stellung und Anordung der Fußknochen, die auf die Gewölbebildung hinzielt, und allmählich bilden sich jene Metamorphosen, die durch die Mechanik des menschlichen Fußes bedingt werden.

Bei Hylobates und Cynocephalus ist der mediale Talustheil ziemlich stark nach innen verschoben; das Fersenbein liegt lateral und unter dem Talus. Bei Gorilla steht (s. oben) das Tuberculum mediale ganz frei da. Beim Eingeborenen der Insel Rotti ragt der mediale Talustheil auch über, der Talus erscheint stark nach innen geschoben (Lucae). Beim Europäer endlich liegt der Talus im ganzen Ausmaße auf dem Calcaneus; nur selten kommt als Variante eine Andeutung des primitiven Verhaltens vor.

Das Hinaufrücken des Talus auf den Calcaneus macht sich natürlich auch auf die Lagerung der vorderen Fußabschnitte geltend. Mit dem Talus rückt auch das Kahnbein und mit dem die drei Keilbeine und der mediale Fußtheil überhaupt hinauf.

Cavitas glenoidalis tali.

Als solche ist die untere Fläche des Sprungbeinkörpers anzusprechen, die mit der entsprechenden Gelenkfläche des Fersenbeins die hintere Abtheilung des unteren Sprunggelenkes bildet. Diese Gelenkfläche — auch Facies articularis lateralis tali genannt — breitet sich beim Menschen zwischen dem Proc. posterior und dem Proc. lateralis tali aus. Sie ist länglich, mit der Hauptachse schräg in der Richtung des vor ihr befindlichen Sulcus interarticularis gelagert. Ihr hinterer medialer Theil bekleidet die Unterfläche des Proc. posterior; er ist breiter als der vordere, äußere Theil, welcher die Unterfläche des schmäleren Proc. lateralis überzieht. Der Außen-

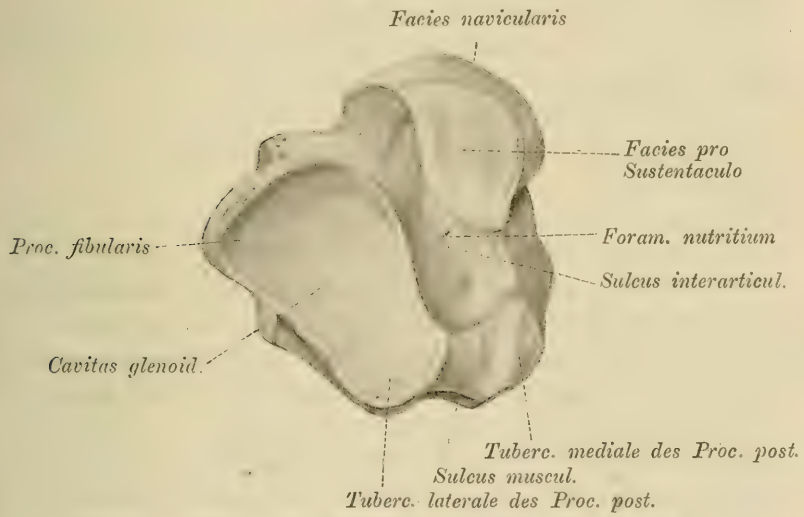
rand ist annähernd lineär; am Übergange zum Rückrand oft abgestumpft. Der Innenrand verläuft in der rückwärtigen Hälfte parallel dem Außenrand und legt sich an die Innenkante der Facies articularis lateralis calcanei an, in der vorderen Hälfte konvergirt er mit dem Außenrande und legt sich an die vordere Kante der gleichen Gelenkfläche an. — Bei einem normalen Talus eines Erwachsenen fand ich die Längsausdehnung der Cavitas glenoidalis von der Mitte des Proc. posterior bis zum Proc. fibularis = 35 mm, die größte Querausdehnung (senkrecht auf erstere) = 25 mm. Die Längsachse der Cavitas verläuft im normal postirten Talus von hinten nach vorn, von innen nach außen und schwach geneigt von oben nach unten. Man kann an der Cavitas glenoidalis zwei Theile unterscheiden. Eine äußere, zugleich vordere Hälfte unter dem Proc. fibularis und eine hintere, zugleich innere Hälfte, die sich bis unter den Proc. posterior ausbreitet. Die erstere ist eben, ihre seitlichen Ränder divergiren nach innen und hinten. Die letztere ist in der Längsachse der ganzen Gelenkfläche gehöhlt und ergäbe ausgebreitet ein Quadrat. Der Proc. posterior drückt geradezu die Rückpartie der Cavitas herunter und verursacht dadurch die Konkavität. Diese verflacht sich von vorn und innen nach hinten und außen; unter dem Tuberculum mediale ist sie stärker als unter dem Tuberculum laterale. Die Konkavität dieser rückwärtigen Hälfte der Cavitas legt sich nun an die entsprechende Konvexität der großen Gelenkfläche am Fersenbeinkörper an. Der Bau der ganzen Gelenkfläche ist oft ein solcher, dass sie nicht im ganzen Ausmaße der entsprechenden Gelenkfläche des Fersenbeins aufliegt.

Der Gelenkmechanismus wird im Zusammenhang mit der entsprechenden Gelenkfläche am Corpus calcanei erörtert werden; es sei nur noch bemerkt, dass die Cavitas glenoidalis in Bezug auf Ausdehnung, Krümmungsstärke etc. zahlreichen individuellen Schwankungen unterworfen ist, die in erster Linie ein Produkt der verschiedenen Gangart bei den einzelnen Individuen sind. Letztere beeinflusst zweifellos die Konfiguration der Gelenkflächen. So reicht z. B. die Cavitas glenoidalis bei dem einen Individuum weiter aufs Tuberculum mediale hinüber als beim anderen. Es entspricht dies der verschiedenen Fähigkeit der Pronations- beziehungsweise Abduktionsbewegung des Fersenbeins gegen den Talus. Auch die Breitendifferenz des vorderen und hinteren Randes der Cavitas ist verschieden groß; mitunter ist sie minimal. —

Bei Gorilla ist der Bau der Cavitas glenoidalis ein wesentlich

anderer; sie liegt mit ihrer Längsausdehnung der Sagittalebene mehr zugeneigt als dies beim Menschen der Fall ist. Die Gelenkfläche ist ferner konkaver als bei diesem. Beim Gorilla ♂ fand ich den Außenrand der Cavitas (vom Tuberculum laterale des Proc. posterior zum Proc. fibularis) mit einem Radius von 17 mm konstruirt, bei einem Erwachsenen hingegen mit einem Radius von 23 mm. Die Längsachse der Gelenkfläche geht beim Gorilla vom Tuberculum laterale des Proc. posterior bis zum Proc. fibularis. Beim Gorilla ♂ betrug sie 32 mm. Die größte Senkrechte als Querachse der Gelenkfläche betrug bei ihm 22 mm. Die Cavitas glenoidalis ist ferner

Fig. 14.



Rechter Talus des Gorilla ♂. Ansicht von unten (fast natürl. Größe).

im Gegensatze zum Menschen rückwärts schmäler als vorn, und dies aus dem einfachen Grunde, weil sich beim Menschen die Gelenkfläche auch aufs Tuberculum mediale erstreckt, während beim Gorilla der Außenrand des Sulcus muscularis auch die Grenze der Gelenkfläche anzeigt und das Tuberculum mediale ganz frei dasteht, fernerhin weil die Unterfläche des Proc. fibularis bei ihm breiter ist als beim Menschen. Die Gelenkfläche der Cavitas glenoidalis ist vorn schmäler, hinten breiter als die ihr entsprechenden Theile der Facies articularis lateralis calcanei. Die Cavitas glenoidalis ist beim Gorilla nur in einer Richtung gekrümmt; sie ließe sich ganz gut als Theil einer Walzen- oder Cylinderfläche auffassen, und zwar

eines Cylinders von circa 17 mm Radius bei Gorilla ♂. Dessen Achse geht durchs Fersenbein von außen nach innen und gleichzeitig etwas von hinten oben nach vorn unten geneigt. Die Längskrümmung ist — wie ich mich auch an Wachsabgüssen des Talus überzeugte — in allen Theilen der Gelenkfläche mehr oder weniger die gleiche. Der Grundtypus derselben ist somit ungefähr gleich dem Abschnitt eines Cylindermantels; die stärkste Abbiegung der Gelenkfläche erscheint an jener Stelle, wo die Verbreiterung beginnt; diese ist mehr in der rückwärtigen Partie der Cavitas gelegen (s. Fig. 14).

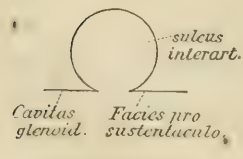
Bei Cynocephalus ist die Gelenkfläche der Cavitas glenoidalis gleichfalls in der Richtung von vorn nach hinten konkav und stellt sich dar als Theil eines Cylindermantels; sie ist stärker gekrümmt als beim Erwachsenen und würde die kleinere Hälfte eines Cylindermantels ergeben.

Auch beim Neugeborenen finden wir die Krümmung der Cavitas relativ stärker als beim Erwachsenen (s. pag. 67 ff.).

Sulcus interarticularis.

Die Cavitas glenoidalis tali wird von der Gelenkfläche fürs Sustentaculum tali durch den genannten Sulcus geschieden. Er bildet die obere Hälfte des Sinus tarsi, in welchem sich das Lig. talo-calcaneum interosseum ansetzt. Der Sinus mündet nach außen. In dem medialen Theil der Furche befindet sich manchmal eine längliche Leiste, die sich lateralwärts abflacht; durch sie wird der Sulcus interarticularis in eine vordere und hintere Seitenfurche geschieden; letztere ist tiefer, weil die Cavitas tiefer herabreicht als die Facies pro Sustentaculo. Der Boden dieses Sulcus ist uneben und besetzt von zahlreichen Gefäßporen.

Fig. 15.



Beim Gorilla ist der Sulcus interarticularis excessiv breit und tief; eine wahre Riesenfurche, die sich zwischen den Gelenkflächen fürs Sustentaculum und für den Fersenbeinkörper hinzieht. Die beiden Gelenkflächen hängen etwas über, sie ragen mit scharfem Rand vor, so dass sich der Querschnitt des Sulcus derart darstellt (s. Fig. 15). In dieser Furche, besonders im äußeren Theil, liegen sehr viele und tiefe Ernährungslöcher, die in verschiedenen Richtungen in die Knochensubstanz führen. An seiner tiefsten Stelle

schneidet der Sulcus so stark in den Talus hinein, dass die darüber befindliche Taluspartie eben so hoch oder noch niedriger ist als der Sulcus tief. Dies ist der Fall in dem lateralen Sulcustheil, aus dem auch obige Figur stammt.

Gorilla ♂

größte Tiefe des Sulcus	= 11 mm,
Dicke des Talus darüber	= 10 mm,
größte Breite des Sulcus (in der Mitte)	= 11 mm,
Breite im Niveau der Gelenkflächen .	= 6—9 mm.

Beim Europäer kann die Facies pro Sustentaculo sehr weit nach hinten reichen, dadurch wird der Sulcus interarticularis eingeengt; dessen Tiefe wie dessen Reichthum an Ernährungslöchern ist an den einzelnen Sprungbeinen sehr verschieden. —

Nach außen und vorn weichen die Gelenkflächen aus einander. Der Sulcus interarticularis ist beim Gorilla mehr der Sagittalen genähert als beim Menschen. Er reicht ferner bei ersterem weiter nach rückwärts als bei letzterem. Er erstreckt sich nämlich beim Gorilla bis zum Ausgang des Sulcus muscularis, von dem er nur durch eine quere Knochenleiste geschieden ist. Mit dem Fersenbeine bildet er hier die hintere Mündung des Sinus tarsi. Letzterer ist sehr mächtig. Innen trennt eine scharfe, sagittale Knochenleiste den Sulcus interarticularis von einer tiefen Furche, die sich auf den Talushals erstreckt. Diese Furche — die ich Sulcus colli nennen will — ist gleichfalls ziemlich tief; sie nimmt die mediale und zum Theil auch die obere Fläche des Halses ein; die Gelenkfacetten des Kopfes und der Vorderrand der medialen Rollenfläche springen gegen diesen Sulcus colli scharf vor. Am Boden dieser Furche sind gleichfalls sehr viele Ernährungslöcher, die theils senkrecht, theils schief in die Knochensubstanz führen. Die Bedeutung dieser Furche wird bei dem Kapitel: Der Sprungbeinhals besprochen werden. Eine Andeutung dieser Furche konnte ich als Variante auch beim Europäer nachweisen.

Der Canalis tarsi accessorius besteht nur im Falle der Trennung der beiden Gelenkflächen auf dem Proc. anterior calcanei und auf dem Sustentaculum tali durch eine Furche = Sulcus interarticularis accessorius. Dieselbe wird dann durch die ihr entsprechende Stelle am Talus zu dem genannten Canalis geschlossen (vgl. unter »Sustentaculum tali« (s. pag. 79).

Cynocephalus, Gorilla, Orang Utan, Hylobates concolor besitzen

keinen Sulcus interarticularis accessorius, weil bei ihnen die Gelenkflächen am Sustentaculum und am Proc. anterior verschmolzen sind.

Der Hals des Sprungbeins.

Derselbe geht medialwärts vom Körper ab; die Längsachsen beider schließen einen nach innen zu offenen, sehr stumpfen Winkel ein. Der Sprungbeinhals macht schon bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck, als wäre er »abgedreht« von außen und oben nach innen und unten. Bei der Ansicht von vorn wird dieses gedrehte Aussehen des Halses und mit ihm seiner Facies navicularis ganz evident. Die Längsachse derselben ist geneigt gegen die Fußachse und geneigt gegen den Horizont. Eine derartige Abdrehung des Talushalses findet im Laufe der Entwicklung thatsächlich statt. Das Caput tali wird in die Pronationsstellung herübergedreht. Gleichzeitig fällt bei der Vorderansicht die Ablenkung des Halses nach innen wie auch seine Verschmälerung im lateralen Theil auf; von der oberen, unteren und äußeren Seite erscheint er wie eingeschnürt; am intensivsten von der Unterseite her.

Die mediale Fläche des Körpers geht in die des Halses über; mitunter ist die mediale Ablenkung des Halses sehr deutlich, so dass der vorderste Theil der medialen Rollenfacette, welcher sich auf den Hals erstreckt, geradezu abgebogen erscheint. Der Hals ist ferner medial viel höher als lateral; am Querschnitt hat er in Folge dessen Keilform, mit der abgestutzten Kante außen. — Da der Hals nach innen ablenkt, da ferner der medialste überknorpelte Rollentheil sammt medialer Facette weiter nach vorn reicht als der laterale, so erscheint das Collum tali auf der Innenseite kürzer als außen. Bei dem normalen Talus eines Erwachsenen finde ich die Länge des Halses: medial = 14 mm, lateral = 20 mm. Als Länge wurde der kürzeste Abstand der medialen bezw. lateralen Rollenecke von der Facies navicularis tali gemessen. Der sagittale Abstand der Mitte des vorderen Rollenrandes von der Facies navicularis beträgt mehr als ein Drittel der Taluslänge (sagittaler Abstand des Sulcus muscularis von dem oberen Rand der Facies navicularis auf der Dorsalseite gemessen). Auf der dorsalen Seite des Halses befinden sich mehrere Ernährungslöcher; das größte rückwärts in der Mitte; es führt senkrecht in den Hals hinein. Der Hals ist ferner vor der Rollenkonvexität schwach vertieft; diese Einsenkung nimmt lateralwärts zu. Bei einem Eingeborenen der Philippinen

fand ich diese grubige Einsenkung recht stark; bei der extremen Dorsalflexion stieß der vordere Tibiahöcker in dieselbe, wodurch eine knöcherne Hemmung bewirkt wurde. —

Beim Gorilla ist der Hals eigentlich sehr kurz; die Facies navicularis ruht nur mit kurzem Stiel auf dem Körper auf. Der Hals ist nach unten und medial abgelenkt. Letzteres ist am Gorillatalus sehr auffallend; man kann an ihm eine mediale und laterale Hälfte unterscheiden; die Grenze giebt auf der Dorsalseite die sagittale Linie zwischen dem Sulcus muscularis und dem Außenrand des Halses, auf der Plantarseite der tiefe Sulcus interarticularis. Der laterale Theil des Taluskörpers ragt mit ganz freiem, scharfen, keilförmigen Vorderrand hervor. Der Hals geht nur von der medialen Partie des Körpers ab; so kommt eine förmliche Bajonnettstellung der sagittalen Mittelachsen des Collum und Corpus tali zu Stande, die für den Gorilla-Talus äußerst charakteristisch ist. Der Außenrand des Halses steht senkrecht auf dem Vorderrand der Rolle.

Die mediale und zum Theil auch die obere Fläche des Halses ist von dem bereits beschriebenen, tiefen Sulcus eingenommen, der mit zahlreichen Ernährungslöchern versehen ist. Dieser »Sulcus colli« ist von großer mechanischer Bedeutung. Er ist der Ausdruck dafür, dass der tibiale Malleolus mit einem vorspringenden Fortsatze in ihm spielt. Der Talushals adaptirt sich eben diesem bei der Plantar- wie Dorsalflexion auf ihm schleifenden Fortsatze. Der Malleolus tibialis senkt und stemmt sich bei dem Extrem der Bewegung (Dorsalflexion) immer tiefer in den Sulcus hinein, wodurch die laterale Verschieblichkeit unmöglich gemacht wird. Wie durch einen Sperrhaken wird das obere Sprunggelenk fixirt. — Die Gelenkfläche der Rolle reicht weit nach vorn und desshalb wird der sagittale Abstand ihres Vorderrandes von dem Oberrande der Facies navicularis recht eingeengt. Er beträgt kaum ein Viertel der Taluslänge. Der äußere Theil der oberen Halsfläche ist von einer ziemlich glatten Fläche eingenommen, an die bei extremster Dorsalflexion das Tibiaende mit einer entsprechenden Facette stößt und dadurch eine knöcherne Hemmung einleitet (s. Fig. 7). Auf die untere Fläche des Collum tali setzt sich der tiefe Sulcus interarticularis fort, der durchsetzt ist von zahlreichen Gefäßlöchern, besonders lateralwärts. Dieselben führen theils senkrecht, theils schief nach vorn in die Knochensubstanz.

Die Baudifferenz des Talus bei den einzelnen Affen ist eine sehr große. Bei Hylobates concolor, Cynocephalus Babuin, Lemur

Macaco, Semnopithecus leucoprymnus und Cynocephalus anubis ♂ haben wir im Gegensatz zu Gorilla einen langen Hals, der stark nach innen ablenkt. Diese starke Entfaltung des Talushalses in die Länge und in der Richtung nach innen hängt mit dem erhöhten Rotationsvermögen im vorderen Sprunggelenk zusammen; die Motilität wird durch das verlängerte Caput beziehungsweise Collum tali erhöht, dagegen erfolgt eine Einbuße an Stabilität, die ja die Hauptgrundlage des aufrechten Ganges ist. Der längere Hals wirkt wie ein längerer Radius; ist die Gelenkfläche des Caput tali durch den längeren Hals weiter nach vorn gerückt, so wird auch der Spielraum der Exkursion bei Bewegungen im oberen Sprunggelenk ein größerer, da ja der Umfang der Bewegung mit dem Radius wächst, mit dem sie beschrieben wird. Es wird somit durch diese Einrichtung bei gleichem Aufwand von Muskelkraft eine größere Bewegungsexkursion erzielt. — Bei Embryonen, Feten und äußerst häufig auch bei Neugeborenen habe ich diesen langen, nach innen und abwärts abweichenden Talushals gefunden. Der Außenrand desselben ist wegen der medialen Ablenkung länger als der Innenrand. Fig. 13 *a* stellt die Dorsalansicht des Talus eines Neugeborenen und des Cynocephalus sp. dar. Dieser Befund ist entschieden affenähnlich. Fig. 20 stellt einen Sagittalschnitt des Fußes eines Neugeborenen dar; auch an diesem ist der lange, nach unten ablenkende Hals sehr charakteristisch. Ich habe dieses Verhalten des Halses in sehr vielen Fällen gefunden, so dass ich nicht anstehe zu erklären, dass der längere, nach innen ablenkende Sprungbeinhals eine gesetzmäßige Phase in der Entwicklung des Talus darstellt. Nur in einigen wenigen Fällen fand ich den Knorpelüberzug der Rolle weit nach vorn reichen, wodurch der Hals relativ so verkürzt erschien wie beim Erwachsenen. Für Klumpfüße gilt als charakteristisch das außen stark verlängerte Collum tali (König). Ich werde auf diesen Befund später pag. 101 zurückkommen. Bei einem Neger (anatomisches Museum in Freiburg) fand ich gleichfalls einen langen, medialwärts stark ablenkenden Talushals; einen ähnlich medialwärts abweichenden Talushals fand ich auch bei einem Feuerländer (Züricher anatomisches Museum).

Facies tali pro Sustentaculo.

Der mediale Theil der Unterfläche des Halses trägt beim Menschen die Gelenkfläche für das Sustentaculum tali, von Henle Facies articularis medialis posterior genannt. Sie ist länglich und verbreitert sich nach vorn. Bei einem normalen Talus eines Erwachsenen fand ich die größte Länge dieser Gelenkfläche = 22 mm, die größte Breite = 13 mm. Sie ist entweder eben oder im vorderen Theil schwach getieft. Im normal postirten Talus fällt sie von hinten oben und innen nach vorn unten und außen ab. Man kann am Kopfe des Talus drei Zonen unterscheiden, die durch zwei Leisten von einander geschieden sind. Eine obere und größte: es ist die Gelenkfläche fürs Kahnbein; eine mittlere, die durch einen sagittalen First in zwei Facetten geschieden wird: a) eine Facies medialis für das Lig. calcaneo-naviculare plantare und b) eine Facies lateralis für den Proc. anterior des Fersenbeins; endlich eine untere Zone: es ist die Gelenkfläche fürs Sustentaculum tali. Die letztgenannten Flächen konfluiren zu einer gemeinsamen, wenn am Fersenbein ein kontinuirlicher Übergang der Gelenkflächen des Sustentaculum und des Proc. anterior stattfindet. In der Mehrzahl der Fälle ist dies nicht der Fall, daher sind auch die beiden Gelenkflächen am Talus meist durch einen First geschieden. Die Form der Facies lateralis der mittleren Zone ist mehr oder weniger rhombisch; sie wird über die entsprechende Facies am Proc. anterior calcanei erst bei der Abduktion des Talus oder der Adduktion des Calcaneus geschoben.

Beim Gorilla ist die Facies fürs Sustentaculum und für den Hals des Fersenbeins einheitlich und sehr mächtig; sie ist in sagittaler Richtung konvex und verbreitert sich nach hinten. An ihrer breitesten Stelle erreicht sie beinahe die größte Breitenausdehnung der Cavitas glenoidalis (19 mm : 22 mm). Die Sehne, über der sich die Gelenkfläche aufbaut, ist recht lang (29 mm; die Maße sind an Gorilla ♂ genommen). In ihrer Mitte befindet sich ein ganz stumpfer, querer First, der einen hinteren breiteren von einem vorderen schmäleren Theil der Gelenkfläche scheidet. Ersterer entspricht der eigentlichen Gelenkfacette des Sustentaculum, letzterer entspricht der Facies am Proc. anterior calcanei. Beim Gorilla zeigt ferner der Gelenkmechanismus der konvexen Facies pro Sustentaculo eine deutliche Beziehung zu dem der konkaven Cavitas glenoidalis. Beide sind fast in gleicher Richtung gekrümmt, nur die eine Gelenkfläche konvex, die andere konkav. Beide ruhen ferner nie im

ganzen Ausmaße auf dem Fersenbein auf, weil der konvexe Gelenkkörper mit kürzerem Radius konstruirt ist als der konkave. Berühren einander fest die vorderen Partien, dann klaffen die rückwärtigen und umgekehrt.

Das Caput tali trägt außerdem beim Menschen noch eine längliche Facette = Facies anterior medialis zur Artikulation mit dem Lig. calcaneo naviculare plantare. Diese kleine Gelenkfläche stößt nach vorn an die Facies navicularis, nach rückwärts an die Facies pro Sustentaculo und nach außen an die Facies anterior lateralis (für den Proc. anterior calcanei); nach innen kann sie sich bis unters Knöchelgelenk hinziehen.

Beim Gorilla ist diese Gelenkfläche zwischen die Facetten fürs Schiffbein und fürs Sustentaculum tali eingeschoben; sie hat eine sphärisch-dreieckige Form mit der Basis gegen den Sulcus colli. Die

Facies navicularis tali

verläuft mit ihrer größeren Achse von oben und außen nach unten und innen; sie hat die Lage eines halbstehenden Ovals.

Henke hält die Facies navicularis tali für eine von einer Kugel nicht sehr verschiedene pomeranzen- oder walzenförmige Gelenkfläche, während H. v. Meyer durch Fortsetzung derselben fand, dass sie Theil einer »wendeltreppenartigen« Fläche sei, zu welcher die sogen. untere Astragalusachse die Spindelachse ist (vgl. pag. 68); wird die Facies navicularis um diese Achse nach außen fortgebildet, so windet sie sich um deren äußere Seite herauf und um sie hinüber nach innen, wobei sie den Verlauf nimmt wie eine Wendeltreppe nach vorn und oben. Langer nimmt dagegen eine Duplicität der Achsen an; eine eigene fürs Kahnbeingelenk und eine eigene fürs Fersenbeingelenk. Beide Achsen sind einander nur dann parallel, wenn die Tibia die Stellung hat, welche ihr beim aufrechten Gange zukommt. Jede Lageveränderung hebt den Parallelismus der Achsen auf. Bei der Plantarflexion neigt sich die Achse des Caput tali immer mehr der Fußachse zu, wodurch gegen den Schluss der Bewegung die Flexion abnimmt und die Rotation zunimmt. Bei der Dorsalflexion wird der Talus über die schief aufsteigende Fläche des Fersenbeins nach außen und etwas nach vorn verschoben. Diese Verschiebungen des Talus sind mit einer Verschiebung der Achsen verbunden, sie bewirken die Spannung der Bänder und die Einleitung der Hemmung, die wegen des Verlaufes der Bänder von

der Tibia und Fibula über den Talus zum Calcaneus auch die Bewegung im Talocruralgelenk einzustellen vermag.

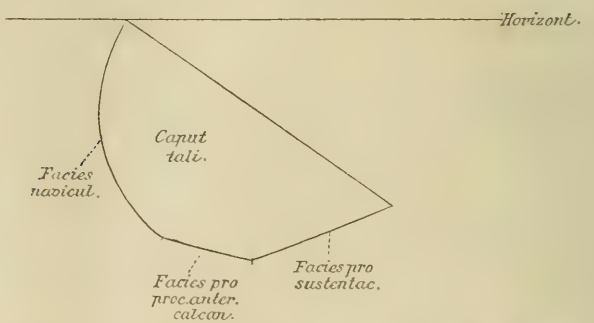
Henle hält das Talonaviculargelenk für ein Kugelgelenk, dessen Radius identisch ist mit dem Radius der Cylinderfläche des hinteren Talusgelenkes (hintere Abtheilung des unteren Sprunggelenkes); das vordere Sprunggelenk — abgesehen von den plantaren Facetten des Sprungbeinkopfes — wäre somit eine Arthrodie, die für sich allein Bewegungen um alle drei Achsen gestatten würde: um das Caput tali würde der ganze Fuß rotiren, sich mit der Spitze lateral- und medianwärts, sowie auf- und abwärts drehen können. Diese Bewegungsmöglichkeiten werden dadurch, dass die Pfanne des vorderen und der Kopf des unteren Sprunggelenkes — also das Kahnbein ans Fersenbein — unverschiebbar gegen einander auf dem Talus fixirt sind, fast ganz reducirt. Das Lig. calcaneo naviculare, welches in die Pfanne des vorderen Sprungbeingelenkes eingelagert ist, ermöglicht Exkursionen desselben, da es als weiche Substanz seine Form und Ausdehnung ändern kann, es kann über dem Taluskopfe gedehnt und zusammengeschoben werden (Henle, Bänderlehre). Boegle hat nun neuerdings den Gelenkmechanismus der Fußknochen näher untersucht und auch er kommt zum Schlusse, dass die Bewegung des Kahnbeins am Sprungbein nicht um die schiefe untere Astragalusachse (H. v. Meyer) geschieht, sondern dass sie sich aus den gleichzeitigen Rotationen um die drei Raumachsen zusammensetzt, sie lässt sich in ihre Komponenten auflösen und in beliebigen Verhältnissen auf die beiden Gelenkkörper vertheilen. Boegle kommt zu diesem Resultat auf Grund einer neuen Auffassung des Baues der Gelenkflächen. Abweichend von Henle hält er die Gelenkfläche des Taluskopfes (sowohl die fürs Os naviculare, als auch die fürs Lig. calcaneo naviculare plantare) nach dem gleichen Princip gebaut wie das Windungsrohr des Gehäuses einer Weinbergschnecke. Der linke Talus ist wie das Schneckenrohr links gewunden. Die Achse des schneckenförmigen Kopfes verläuft nach Boegle von oben nach unten. Die Gelenkfläche des Taluskopfes besitzt eine äquatoriale und meridionale Krümmung, denen entlang das Kahnbein bei der Bewegung des rückwärtigen Fußabschnittes zur Pronation und Supination gleitet. —

Betrachtet man den Taluskopf von der Unterseite und zieht man eine Linie schief von der oberen, äußeren Ecke der Facies navicularis durch sämmtliche drei Zonen (s. pag. 50 u. 47) des Gelenkkopfes bis zum hinteren Pol der Facies pro Sustentaculo, so stellt sich diese Durchschnittslinie annähernd als halber Kreisumfang dar über einem

Durchmesser, dessen Enden durch die genannten Punkte gesetzt werden. Am Durchschnitte fällt die ungleiche Dicke des Knorpelüberzuges auf; am Scheitel der Krümmung der Facies navicularis ist er am dicksten (2 mm); an der Facies navicularis und an der Facies pro Sustentaculo ist er dicker als auf der Facies pro Proc. anter. calcanei. Es scheint auch die Dicke des Knorpelüberzuges abhängig zu sein von der Stärke des Druckes, unter welchem er steht. Vielleicht geht mit der Zunahme des letzteren auch eine Zunahme der Knorpelsubstanz einher. Experimentelle Untersuchungen könnten über die Beziehungen zwischen Knorpelbildung und Druck aufklären.

Der Taluskopf zeigt sich somit in dieser Durchschnittsrichtung als Abschnitt einer Kugelfläche. In der darauf senkrechten Richtung bekommen wir gleichfalls bogenförmig gekrümmte Durchschnittslinien

Fig. 16.



der Gelenkfläche, eben so in den Zwischenrichtungen, jedoch mit verschiedenen Radien konstruirt.

Die Facies navicularis tali zeigt zwei Hauptkrümmungen: eine von oben außen nach unten innen in der Richtung der größten Ausdehnung der Gelenkfläche, die zweite senkrecht darauf. Die letztere ist konvexer als die erstere; daher kann die Gelenkfläche nicht Theil einer Kugel sein; sie kann auch nicht Theil einer Cylinderfläche sein, da ja diese nur in einer Richtung gekrümmt ist. Müssen aber organische Formen durchaus in regelmäßig mathematische eingezwängt werden? Die organischen Formen sind entsprechend der Funktion, welche sie zu erfüllen haben, gebaut. Ranke betont ganz treffend, dass die Mechanik des Menschenkörpers bei ihrer Gelenkbildung nicht ausreicht mit den einfachen Konstruktionselementen wie Cylinder und Cylinderausschnitt, Kugel und Kugelschale, welche wir von den Gelenken der technischen Mechanik her kennen.

Die Facies navicularis ist eine unregelmäßige Rotationsfläche; das vordere Sprunggelenk ganz allein würde in der That arthrodienartige Bewegungen um alle Raumachsen gestatten. In Wahrheit sind aber isolirte Bewegungen im Talonaviculargelenk höchst reducirt. Da es beim menschlichen Fuß nicht so sehr auf die Motilität als auf die Stabilität ankommt, sind Einrichtungen getroffen, welche die Bewegungsexkursionen nur bis zu einem gewissen Grade erlauben. In erster Linie sind es zwei Bänder, das Lig. calcaneo naviculare plantare und das Lig. calcaneo naviculare interosseum, welche wie zwei derbe, straffe Zügel das Kahnbein ans Fersenbein fixiren und isolirte Bewegungen derselben nur in minimalem Ausmaße gestatten.

Das Lig. calcaneo naviculare plantare geht von dem Vorderrande des Sustentaculum tali zur Tuberositas und zur Plantarfläche des Kahnbeins. Es ergänzt nach unten und innen die Pfanne des Sprungbeinkopfes und ist an der dem letzteren zugewandten Seite überknorpelt (Lig. cartilagineum), mitunter ist es auch theilweise verknöchert. An der abgewandten Seite trägt es eine tiefe Furche, in die sich die Sehne des Musc. tibialis posticus einbettet. Dieselbe zieht nämlich unter der durchs Lig. calcaneo naviculare plantare ergänzten Pfanne des vorderen Sprunggelenkes und inserirt an der Tuberositas des Kahnbeins und mit ausstrahlenden Faserzügen an den drei Keilbeinen bis zu den Ossa metatarsalia. Die Sehne des Musc. tibialis posticus hilft geradezu mit, den Taluskopf in seiner normalen Lage zu erhalten. Der Musc. tibialis post. streckt das obere und supinirt das untere Sprunggelenk. Seine Paralyse bewirkt eine Senkung des Sprungbeins auf der Innenseite, eine Aufhebung der Adduktion des Fußes; seine Kontraktur bewirkt eine extreme Supinationsstellung. Die Supinatoren (Musc. tibialis posticus und anticus) sind beim Orang und Chimpanse mächtiger als beim Menschen. Aeby (citirt nach Ranke) berechnete den quantitativen Antheil der einzelnen Muskelgruppen am Unterschenkel und fand für die Supinatoren des Fußes beim Menschen 17,6%, beim Chimpanse 21,8%, beim Orang Utan 18,2% der 100 gleichgesetzten Gesammtmuskulatur des Crus. —

Beim Großzehengang- und Stand wird der Taluskopf in die Pfanne des Schiffbeins gedrängt vgl. Fig. 30), er sucht dieselbe vom Fersenbein zu entfernen, dabei geräth das Lig. calcaneo naviculare plantare in starke Spannung und es erfolgt eine reaktive Kontraktion desselben, welche eine Fixirung der beiden Knochen

bewirkt, zwischen denen es sich ausspannt; dadurch erfolgt eine Reduktion der Beweglichkeit des Sprungbeinkopfes in seiner Pfanne. Es ist selbstredend auch der übrige Band- und Muskelapparat um die Sprunggelenke herum von größter Bedeutung für die Herstellung der Stabilität des Fußes; ganz besonders gilt dies vom kurzfaserigen, straffen Bandapparat des Sinus tarsi, welcher das Fersenbein ans Sprungbein fesselt. Er erhält den gegenseitigen Kontakt der Knochen und verhindert jede intensivere Bewegung. Es fällt ja die Hauptaufgabe beim Tragen des Körpers dem Band- und Muskelapparat des Fußes zu.

Die mechanische Bedeutung des Lig. calcaneo naviculare ist somit eine sehr große. Es fixirt die Knochen an einander, an denen es inserirt und bewirkt dadurch theilweise die Gewölbespannung an der Innenseite des Fußes; es nimmt ferner Theil an der Pfannenbildung des Sprungbeinkopfes; es bildet für den letzteren ein förmliches Tragband und wird darin durch die Wirkung des Musc. tibialis posticus unterstützt. Es gestattet sodann in Folge seiner Dehnbarkeit einen gewissen Exkursionsgrad im vorderen Sprunggelenke, eine Bewegung des Kahnbeins gegen das Fersenbein; wird jedoch dieser Grad zu überschreiten gesucht, dann übernimmt es die Funktion eines Hemmungsbandes. —

Der äußere Theil der Pfanne des Sprungbeinkopfes wird durch das Lig. calcaneo naviculare interosseum vervollständigt. Bezüglich seiner Entstehung und Ausbildung vgl. pag. 82.

Bei Gorilla verläuft die größte Achse der Facies navicularis des Sprungbeinkopfes nicht ganz horizontal; es besteht in der normalen Stellung der Gelenkfläche eine schwache Neigung derselben gegen den Horizont, so dass sie nicht rein quer von außen nach innen zieht, sondern auch ein wenig geneigt von oben nach unten. Die Facies navicularis hat ferner eine annähernd ovale Gestalt; der obere Rand ist kürzer und sanfter gebogen als der stärker geschweifte und daher längere untere Rand. Der Unterschied der Längen- und Höhenausdehnung der entsprechenden Flächen des Sprung- und Kahnbeins ist recht klein im Gegensatz zum Menschen. Bei diesem wird der Taluskopf nur unvollständig vom Kahnbein umschlossen. Die Facies navicularis des Talus beträgt in der Längsausdehnung ein Viertel bis ein Drittel eines Kreisumfanges; sie ist in dieser Richtung ausgedehnter als die Pfanne am Kahnbein, so dass stets ein überknorpelter Theil des Kopfes frei steht. Verschiebt man z. B. das Kahnbein am Sprungbeinkopfe lateralwärts,

dann wird beim Menschen die Prävalenz der Längendimension der Facies navicularis tali sehr deutlich. Letztere ist außen höher als innen; eben so verhält es sich an der Pfanne des Kahnbeins. Die größte Höhe der letzteren ist identisch mit jener der Facies navicularis tali. An einem normalen Präparate eines Erwachsenen betrug sie 24 mm. Die medialste und die lateralste Partie beider Gelenkflächen zeigen nach allen Richtungen die gleiche Ausdehnung, nur der zwischen beiden befindliche Theil verhält sich verschieden. Am Caput tali ist er breiter als am Kahnbein und darauf beruht die größere Längenentfaltung der Facies am Sprungbeinkopf. Die Sehne, über der sie sich am normalen Sprungbein eines Erwachsenen aufbaute, betrug 36 mm; die Sehne, über der die zugehörige Schiffbeinpfanne konstruirt war, betrug 32 mm.

Das Kahnbein ist beim Gorilla auf der lateralen Seite halb so dick wie auf der medialen; an dieser springt ein kräftiger Fortsatz hervor; es ist die bei Gorilla auffallend mächtig entwickelte Tuberositas navicularis. Vielleicht besteht eine Beziehung zwischen derselben und dem an ihr inserirenden M. tibialis posticus, dem Supinator des Fußes? Leider kann ich diese Frage wegen Mangel eines Muskelobjektes nicht beantworten. Auch beim Menschen ist diese Tuberositas mitunter sehr kräftig entwickelt. In einem Falle fand ich sie abgelöst (Wiener anat. Museum, Nr. 430). In der Tuberositas navicularis ist nach Wiedersheim das proximale Tarsalstück des Prähallux zu suchen. Bei einem Neger (♂) fand ich eine sehr starke Tuberositas navicularis (anatomisches Museum in Breslau). Bei Hylobates concolor ist der mediale Naviculartheil mehr als doppelt so dick wie der laterale; er springt weiter nach hinten vor als der laterale und desshalb wendet das Kahnbein seine Pfanne nach hinten und außen. Bei einem Embryo von 23 mm Scheitel-Steißlänge fand ich das Kahnbein innen mehr als doppelt so dick wie außen. Beim Neugeborenen ist die laterale Kahnbeinseite in der Regel viel schmäler als die mediale. Beim Erwachsenen ist diese Differenz relativ nicht so groß wie beim Neugeborenen und bei den genannten Affen.

Sehr bemerkenswerth ist ferner der Unterschied der Krümmungsstärke der Facies navicularis beim Menschen und bei Gorilla. Bei letzterem ist die genannte Fläche sowohl in der Längs- wie auch in der Querausdehnung stärker gekrümmt. Der Bogen in der Längsausdehnung der Gelenkfläche des Caput tali vom medialen zum lateralen Rande beträgt mehr als ein Drittel einer Kreisperipherie;

die Facies navicularis tali ist auch etwas stärker gekrümmt als die entsprechende Schiffbeinpfanne. Der untere Rand der Facies navicularis tali grenzt an die Gelenkfläche fürs Sustentaculum tali; zwischen beide schiebt sich medialwärts eine dreieckige Facette fürs Lig. calcaneo naviculare plantare ein, die etwas gewölbter ist als beim Menschen. Bei den übrigen untersuchten Primaten: Cynocephalus Babuin, Cynocephalus anubis ♂, Hylobates concolor, Orang Utan findet sich bei normaler Supinationsstellung des Fußes gleichfalls diese Querstellung der Facies navicularis tali. Sie hängt mit der Supinationslage des Fußes zusammen. Denn analog der Gelenkfläche des Caput tali steht auch die Pfanne des Kahnbeins; dieses trägt nun die drei Keilbeine, welche die drei ersten Ossa metatarsalia und Zehen tragen. Die Verbindung der Keilbeine mit dem Kahnbeine einerseits und den Mittelfußknochen andererseits ist nun eine amphiarthrotische (mit Ausnahme des Fußdaumens), so dass also Mittelfuß und Zehen die Bewegungen des Kahnbeins mitmachen. Bei den genannten Primaten steht nun der innere Theil der Facies navicularis ungefähr in gleicher Höhe mit dem äußeren, nicht gesenkt wie beim Erwachsenen. In kongruenter Stellung befindet sich auch das Kahnbein und mit ihm der mediale Fußtheil; es ist die Supinationsstellung. Ganz verschieden davon ist die Lage der Kahnbeinpfanne beim Erwachsenen; sie liegt entsprechend der Lage der Facies navicularis tali nicht quer, sondern nach innen geneigt, pronirt. Die Facies navicularis tali ist kein liegendes, sondern ein halb stehendes Oval. Diese Stellung wird aber erst im postfetalen Leben erworben; beim Fetus und selbst beim Neugeborenen besteht noch die primitive Querstellung der Gelenkfläche des Caput tali, jene Stellung, welche wir als typische, als charakteristische für Primaten gefunden haben (s. oben); Gorilla ♂ und ♀ zeigt bereits eine Andeutung der Pronationsstellung des menschlichen Talus. Die Supinationsstellung des Talonaviculargelenkes ist auch eine Hauptursache der Supinationsstellung des Fußes überhaupt. C. Hüter hat für den Talus des Neugeborenen die annähernd quere Lage seiner Facies navicularis gleichfalls als charakteristisch erklärt. Die Umbildung der Gelenkfläche im Sinne der Pronation findet aber im weiteren Verlaufe des extra-uterinen Lebens mit und ohne die Ausübung des aufrechten Ganges statt; letztere begünstigt und beschleunigt allerdings die Drehung des Talushalses im Sinne der Pronation wie die Ausbildung des Fußgewölbes überhaupt; doch treten auch ohne den aufrechten Gang die Veränderungen auf, welche

zu seiner Ausübung nothwendig sind. In diesem Falle sind sie als die Fortsetzung des physiologischen Entwicklungsprocesses aufzufassen, welcher mit dem Ende des Fetallebens noch nicht abgeschlossen war.

Bezüglich der Talusstruktur s. pag. 89.

II.

Das Fersenbein

ist der mächtigste Fußknochen; aus der primitiven Stellung neben dem Sprungbein ist es beim Menschen in die unter das Sprungbein gerückt. Es giebt einen Träger desselben ab und ist von größter Bedeutung für die Bildung des Fußgewölbes, da es dessen hinteren Stützpunkt bildet. In den von Henke und Reyher beschriebenen frühesten Entwicklungsphasen (vor der 5. Woche) liegt der Calcaneus neben dem Talus und erst im weiteren Verlaufe des embryonalen Lebens rückt er unter den letzteren. Beim Embryo von 23 mm Scheitel-Steißlänge fand ich das Fersenbein bereits unter das Sprungbein gerückt. Beim Menschen ist nun der höchste Grad dieser Stellung erreicht, der Taluskörper ruht in seiner ganzen Ausdehnung auf dem Fersenbeinkörper. Bei niederen Völkerrassen (Malaie von der Insel Rotti nach Lucae) wie bei manchen Primaten, z. B. Hylobates concolor, ist dieser Zustand noch nicht völlig ausgebildet; der Talus erscheint medialwärts verschoben, er ragt mit seinem inneren Theil über das Fersenbein heraus, das somit unterhalb und etwas außen vom Talus liegt. Auch beim Gorilla weicht das Fersenbein nach außen vom Talus ab; das Tuberculum mediale des Proc. posterior tali ist sehr mächtig und betheiligt sich nicht an der Bildung der Cavitas glenoidalis. Als Variante kommt auch beim Menschen ein mächtiges Tuberculum mediale des Proc. posterior tali vor. In Folge der medialen Ablenkung des Talushalses und der lateralen des Proc. anterior calcanei kommen die Vorderflächen der beiden Knochen aus einander, die Facies cuboidea calcanei liegt lateral und unterhalb der Facies navicularis tali. Die Folge davon ist zunächst eine Verbreiterung des Tarsus nach vorn.

Das Fersenbein des Erwachsenen ist sowohl in der Ausbildung der Dimensionen als auch der Formen wesentlich verschieden von dem des Fetus. Dieser wie auch der Neugeborene bekundet in dem Verhalten der Dimensionen des Fersenbeins eine Ähnlichkeit mit

gewissen Primaten. Nachstehende Tabelle enthält die absoluten und relativen Maße des Fersenbeins bei Primaten und beim Menschen vom Fetus angefangen bis zum Erwachsenen.

Als Länge des Fersenbeins wurde auf der Außenseite der sagittale Abstand des Vorder- und Rückrandes bestimmt und dies in der Höhe des oberen Theiles des Proc. anterior. Als Höhe beziehungsweise Breite des Calx wurde der Vertikal- beziehungsweise Horizontaldurchmesser in der Mitte der Facies postica calcis genommen. Als Tiefe des Calx wurde auf der Dorsalseite der sagittale Abstand des Rückrandes der großen Gelenkfläche am Fersenbeinkörper vom oberen Rand der Facies postica calcis gemessen. — Die Maße sind in Millimetern angegeben. Den absoluten Werthen sind auch relative beigefügt. Letztere kennzeichnen das Verhältnis zur Fußlänge, die 1000 gleichgesetzt wurde (vgl. 2. Theil).

Fersenbein

Name und Alter	Länge		Hacke					
			Höhe		Breite		Tiefe	
	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.
Orang Utan	54	178	35	116	16	53	21	70
Hylobates concolor	23	193	10	84	6,5	55	7	59
Cynocephalus Bab.	37	239	14	90	12	77	12	77
Gorilla ♂	78	297	40	152	30	114	36	137
- ♀	65	302	27	126	19	88	30	139
Fetus 3½ Monate	5	303	2,5	151	1,8	109	2	121
- 5 -	7,8	285	3,5	127	2,5	91	3	109
- 7 -	13	302	6	139	5	116	5	116
- Schlusszeit	18,5	319	10	172	7,5	129	7	120
Neugeborener	24	329	12	164	9	123	10	137
-	23	315	12	164	9	123	9	123
-	25	323	14	179	10	128	10	128
-	26	317	13	158	10	122	9	110
Mittel beim Neugeb.	24,5	321	12,8	166	9,5	124	9,5	124
Kind 1 Jahr alt	30	366	15	183	11	134	11	134
- 1¼ - -	32	337	15	158	10	105	12	126
- 3 - -	32,5	335	17	175	11	113	11	113
Knabe 2 - -	33	320	20	194	12	116	12	116
- 4½ - -	40,3	333	23	198	16	132	10	83
Mann 19 - -	70	326	42	195	30	139	25	116
- erwachsen	80	350	49	214	28	122	30	131

Diese Tabelle zeigt die Verschiedenheit der Dimensionen des Fersenbeins in der Reihe der Affen selbst. Orang Utan hat das kürzeste Fersenbein, es beträgt bloß $^1/_{5,8}$ der Fußlänge; bei Hylobates beträgt es $^1/_5$, bei Cynocephalus fast $^1/_4$, bei Gorilla ♂ und ♀ ist es am längsten $^1/_{3,3}$ der Fußlänge. Der Calcaneus des Fetus ist relativ eben so lang wie der des Gorilla; ein intensiveres Längenwachsthum findet erst gegen den Schluss des Fetallebens statt. Beim Neugeborenen hat er bereits beinahe die definitive relative Länge erreicht, welche nun — abgesehen von kleinen individuellen Schwankungen — im weiteren Verlaufe der Entwicklung bis zum Abschluss derselben fast die gleiche bleibt. Sie beträgt beim Erwachsenen $^1/_3$ bis $^1/_{2,8}$ der Fußlänge. In Bezug auf die Länge des Fersenbeins im Vergleich zur Fußlänge steht somit Gorilla dem menschlichen Fetus und sogar dem Erwachsenen näher als den übrigen Primaten: Cynocephalus, Orang und Hylobates. Die größere Länge des Fersenbeins hat den gleichen Grund wie die der Fußwurzel überhaupt; sie ist die Folge des aufrechten Ganges und der durch ihn bewirkten stärkeren Belastung des Tarsus. Gorilla hat unter den Affen die mächtigste Fußwurzel, weil er des aufrechten Ganges bereits fähig ist. Bei den niederen Affen hat das Fersenbein nicht die Funktion wie beim Menschen; es fehlt ihnen die Gewölbearchitektur des Fußes. Beim Gehen auf Vieren treten diese Affen nicht mit der Ferse auf, sondern nur mit der vordersten Reihe der Fußwurzel, der Basis des Os metatarsale I und V und den Zehen (Lucae). Die höher stehenden Affen gehen auf dem äußeren Fußrand.

Die Höhe der Hacke wird gleichfalls in hervorragendem Maße durch den aufrechten Gang beeinflusst; sie bildet ja den hintersten Stützpunkt des Gewölbes. Im normalen Fuße liegt das Fersenbein nicht platt der Unterlage auf, sondern es schließt mit ihr einen Winkel ein; nur der rückwärtigste Theil mit den beiden Tubercula berührt den Boden, während der vordere nach oben aufsteigt und den rückwärtigen, aufsteigenden Schenkel des Fußgewölbes bildet. Hylobates und Cynocephalus haben nun eine niedrige Hacke (ungefähr $^1/_{11}$ der Fußlänge), Orang Utan besitzt eine etwas höhere Hacke ($^1/_{8,6}$), Gorilla die höchste (beim ♂ $^1/_{6,5}$, beim ♀ $^1/_{7,9}$) der Fußlänge. Der Fetus zeigt nun in dieser Beziehung entschieden eine größere Ähnlichkeit mit Gorilla; auch bei ihm bewegt sich die Höhenausdehnung der Hacke innerhalb analoger Werthe ($^1/_{7,9}$ bis $^1/_{6,6}$); erst gegen den Schluss der Fetalzeit wird das Höhenwachsthum intensiver; sie beträgt da $^1/_{5,8}$ der Fußlänge; diese Höhe

behält die Hacke auch im ersten Jahr; weiterhin wird sie noch höher; beim $4^1/_2$jährigen Knaben beträgt sie bereits $^1/_3$ der Fußlänge; das gleiche Verhältnis besteht nun während der weiteren Entwicklung. Beim Erwachsenen ist die Hacke recht hoch; die Höhe beträgt $^1/_5$ bis $^1/_{4,7}$ der Fußlänge. Die erhöhte Wachsthumsintensität des Calx in die Höhe hängt mit dem aufrechten Gange zusammen; der größere Druck, unter welchem die Hacke steht, der Zug der Achillessehne wirkt als trophischer Reiz gerade in der Richtung des mächtigsten Druckes und Zuges sich zu entwickeln. Unter den Affen selbst bestehen — wie aus der Tabelle hervorgeht — in dimensionaler Beziehung große Unterschiede. Gorilla hat die höchste Hacke und bekundet auch hierin seine Menschenähnlichkeit.

Bezüglich der Breitendimension der Hacke bestehen unter den Affen gleichfalls hochgradige Unterschiede. Orang Utan hat die schmalste Hacke ($^1/_{19}$ der Fußlänge); auch Hylobates hat eine fast eben so schmale Hacke ($^1/_{18}$ der Fußlänge); bei Cynocephalus ist sie bereits breiter ($^1/_{13}$ der Fußlänge) und bei Gorilla am breitesten beim ♀ $^1/_{11,4}$, beim ♂ $^1/_{8,8}$ der Fußlänge). Mit dem letzteren zeigt hierin der Fetus eine Übereinstimmung; die Calxbreite schwankt bei ihm innerhalb der Grenzen $^1/_{11}$ als Minimum und $^1/_{8,6}$ der Fußlänge als Maximum. Gegen das Ende des Fetallebens findet ein intensiveres Breitenwachsthum statt, so dass die Calxbreite am Ausgange desselben $^1/_{7,8}$ der Fußlänge beträgt. Dieses Maß unterliegt nun im weiteren Verlaufe der Entwicklung kleinen individuellen Schwankungen; beim Erwachsenen beträgt die Calxbreite ungefähr $^1/_8$ der Fußlänge.

Die Ausdehnung der Hacke in die Tiefe ergiebt in den einzelnen Abtheilungen der Tabelle wesentliche Unterschiede. Orang Utan, Hylobates und Cynocephalus haben einen sehr kurzen Fersenfortsatz im Vergleich zur Fußlänge. Bei Hylobates beträgt er $^1/_{17}$, bei Orang $^1/_{14}$, bei Cynocephalus $^1/_{13}$ derselben. Am längsten unter sämmtlichen Affen ist er bei Gorilla $^1/_{7,3}$ der Fußlänge. Gorilla steht auch in dieser Beziehung dem Menschen näher als den übrigen Affen. Beim Fetus ist die Hacke relativ etwas kürzer als beim Gorilla, im Mittel $^1/_{8,5}$ der Fußlänge; beim Neugeborenen im Mittel $^1/_8$; während der weiteren Entwicklungszeit unterliegt die Länge der Hacke verschiedenen individuellen Schwankungen. Beim Erwachsenen beträgt sie 116 bis 131 Einheiten der Fußlänge = 1000, gegenüber 138 beim Gorilla, der also im Allgemeinen einen etwas längeren Fersenfortsatz hat als der Mensch.

Das Verhältnis der Dimensionen der Hacke zur Fußlänge wird beeinflusst durch die verschiedene Längenentfaltung der Einzelabtheilungen derselben. Bei Orang z. B. sind der Metatarsus und die Zehen sehr lang, die Fußwurzel aber sehr schmächtig; bei Gorilla dagegen ist die letztere sehr kräftig und die Entfaltung der übrigen Fußabschnitte erscheint im Vergleich zu Orang kürzer. Um nun die einzelnen Dimensionen der Hacke unabhängig von der Fußlänge beurtheilen zu können, wollen wir sie einander selbst gegenüberstellen.

Das Verhältnis der einzelnen Dimensionen der Hacke stellt sich bei den einzelnen Affen ganz verschieden dar. Bei Orang Utan ist die Hacke mehr als doppelt so hoch wie breit und mehr als $1^1/_2$mal so hoch als lang. Das Fersenbein ist $1^1{}_2$mal so lang als die Hacke hoch und fast $3^1/_2$mal so lang als die Hacke breit. Die Schmalheit der Hacke hängt wohl zum Theil mit der Schmalheit seiner Fußwurzel überhaupt zusammen, mit der Lebensweise dieses Baumaffen, dessen Grundphalangen (der Zehen) sehr lang und plantarwärts gebogen sind, eine ganz treffliche Einrichtung zum Umgreifen und Umklammern. Orang geht niemals aufrecht (nach Wallace in Brehm's Thierleben citirt). Bei Hylobates ist das Fersenbein $3^1/_2$mal so lang als die Hacke breit, dagegen ist die Höhe der letzteren nur $1^1{}_2$mal so groß als die Breite. Hylobates hat ferner eine sehr kurze Hacke, Cynocephalus hat auch einen recht langen Calcaneus; er ist 3mal so lang als die Calxbreite, dagegen ist das Verhältnis der Calxdimensionen unter einander modificirt; die Hacke ist eben so breit wie tief und die Höhe kaum 1,2mal so groß wie die anderen Dimensionen. Bei Gorilla ♂ ist der Calcaneus 2,6mal so lang als die Hacke breit (beim ♀ sogar 3,4mal); beim Gorilla ♂ verhält sich die Höhe zur Breite und zur Tiefe des Calx wie 4 : 3 : 3.6, beim ♀ wie 4 : 2,8 : 4,4; beim ♀ war die Tiefe der Hacke im Vergleich zu den übrigen Dimensionen die größte, beim ♂ ist es die Höhe.

Beim Fetus der frühesten Stadien ist die Messung wegen der Kleinheit der Verhältnisse eine äußerst schwierige. Es herrscht im Allgemeinen das Verhältnis, dass die Höhe der Hacke deren größte Dimension ist, dann kommt deren Länge (Tiefe) und nun erst die Breite. Beim Fetus aus dem 7. Monate betrug die Breite eben so viel wie die Tiefe; beim Fetus aus der Schlusszeit war die Hacke breiter als tief. Beim Neugeborenen wie überhaupt durch die ganze Entwicklungszeit bis zum Erwachsenen ist die Höhe der Hacke deren größte Dimension. Während z. B. beim Fetus bis zum 7. Monate das Fersenbein doppelt oder noch mehr als doppelt so lang ist

als die Hacke hoch, ist sie es beim Erwachsenen nur 1,6 bis 1,7mal, wobei zu bemerken ist, dass der Calcaneus des Erwachsenen schon an und für sich relativ länger ist als der des Fetus bis zum 7. Monate (vgl. die Tabelle). Die Hacke wächst intensiv in die Höhe. Gegen den Schluss des Fetallebens ist der Calcaneus nur mehr 1,85mal so lang als die Hacke hoch. Nicht viel verschieden davon verhält es sich beim Neugeborenen und in den ersten Kinderjahren. Beim $4^1/_2$jährigen Knaben ist der Calcaneus 1,75mal, beim Erwachsenen 1,6 bis 1,7mal so lang als die Hacke hoch.

Bezüglich der Breite der Hacke ist zu bemerken, dass sie bei den einzelnen Individuen sehr verschieden ist. Die Hacke ist entweder eben so breit wie lang oder sie ist unbedeutend länger oder kürzer. Diese Verhältnisse sind sehr variabel.

In der Reihe der Affen bestehen gleichfalls große Verschiedenheiten in Bezug auf die Breite der Hacke. Orang hat eine auffallend schmale Hacke; bei Cynocephalus und Hylobates ist die Hacke ungefähr eben so breit wie lang; bei Gorilla ist die Hacke länger als breit (beim ♂ um 6 mm, beim ♀ um 11 mm); doch ist die Breite der Hacke bei Gorilla immerhin relativ bedeutender als bei den übrigen Affen und dadurch auch menschenähnlicher als bei diesen.

Die Ausbildung der Hacke steht in einem innigen Zusammenhange mit der Achillessehne. Durch die mächtige Entwicklung der Wadenmuskulatur wird der Insertionspunkt derselben an der Hacke aufs erheblichste beeinflusst. Die Entwicklung der Wadenmuskulatur beim Menschen steht in innigstem Connex mit dem aufrechten Gange; sie hat sich mit ihm entwickelt. Der Fersenfortsatz wird durch die Kontraktion der Wadenmuskeln gehoben und die Körperlast auf die Zehenballen geworfen und so der Zehenstand — eine Hauptphase während des aufrechten Gehens — bewirkt. Entsprechend dieser veränderten Inanspruchnahme entwickelt sich auch der Calx aus der Affenform in die menschliche. Der Fersenfortsatz des Gorilla ist desshalb am menschenähnlichsten, weil auch seine Inanspruchnahme die menschenähnlichste ist, weil Gorilla des aufrechten Ganges fähig ist. Der Fersenhöcker weicht bei ihm medialwärts ab und unterscheidet sich dadurch von dem des Europäers. Eine Andeutung dieser Fersenskoliose findet sich nach Ranke auch als individuelle Bildung bei dem Menschen. Individuen, welche auf dem Boden gekauert mit nach außen gebogenen Knieen von Kindheit an und viel zu sitzen gewohnt sind, zeigen diese Einwärtsdrehung der Ferse. Dies ist nach Ranke der Fall bei den sonst überraschend

schön gebildeten Füßen der Feuerländer. Bei den Eingeborenen von Britisch-Amerika kommt diese Einwärtskrümmung der Ferse gleichfalls vor. Tylor (citirt nach Ranke) führt dieselbe auf die Gewohnheit zurück, im Canoe oder um das Feuer zusammengekauert mit halb unterschlagenen Beinen zu sitzen[1]. Die Form des Knochens wird beeinflusst und bestimmt durch seinen Gebrauch. Bischoff (s. Litteraturverz.) hat bei Gorilla, Orang Utan, Troglodytes niger, Cynocephalus Maim., Cercopithecus sabaeus, Macacus cynomolgus, Pithecia hirsuta einen schwachen Gastrocnemius gefunden; dessen Köpfe bleiben fleischig bis zum Ansatz ans Fersenbein; der Soleus entspringt nur von der Fibula. Erst Hylobates leuciscus besitzt eine Tendo Achillis, die der menschlichen ähnlich ist. — Hylobates geht aufrecht (Brehm). Ich habe bei Cynocephalus sp. die Achillessehne gleichfalls vermisst[2].

Nach Aeby (citirt nach Ranke) beträgt der quantitative Antheil der Wadenmuskeln (Fußstrecker, Triceps surae), wenn die Gesammtmuskulatur des Unterschenkels = 100 gesetzt wird, in Procenten: beim Menschen 57,2, beim Chimpanse 35,6, bei Orang 27,8. Beim Menschen beträgt sie somit mehr als die Hälfte der Gesammtmuskulatur. Bekanntlich wird dem Feuerländer und dem Neger eine geringe Wadenmuskulatur zugeschrieben.

Die Achillessehne inserirt nur an der unteren Hälfte der Rückfläche der Hacke. Oft lässt sich an letzterer ein stumpfer, annähernd

---

[1] Bei einer peruanischen Mumie (cf. pag. 67), die sich in der gleichen Stellung befand, konnte ich ebenfalls die starke Einwärtskrümmung des Corpus calcan. nachweisen.

[2] Der mediale Kopf des Gastrocnemius entsprang am Condylus medial. femor. und an der Kapselwand des Kniegelenkes; er entsprang höher als der laterale Kopf, der gemeinsam mit dem sehr mächtigen Musc. plantaris am Condylus lateral. femor. seinen Ursprung nimmt. In die gemeinsame Anfangssehne ist ein Sesambein eingebettet. Bald sondert sich der Musc. plantar. vom Caput laterale des Gastrocnemius und verläuft fast halb so mächtig wie dieser als spindelförmiger Muskel weiter; im unteren Drittel des Unterschenkels wird er sehnig. Seine Sehne zieht medial von der Gastrocnemiussehne und lässt sich deutlich in die Plantar-Aponeurose verfolgen. Die beiden Köpfe des Gastrocnemius vereinigen sich nun an der Grenze des ersten und zweiten Drittels des Unterschenkels. Im unteren Drittel werden sie sehnig und die Gastrocnemiussehne inserirt dann am Calx. Der M. soleus entspringt als kräftiger, spindelförmiger Muskel sehnig vom Capitulum fibulae, zieht bedeckt, doch geschieden vom M. gastrocnemius, abwärts und bleibt fast bis zum Schlusse fleischig. Die Sehne inserirt am Tuber calcanei. Mit der Sehne des Gastrocnemius geht sie keine innige Verbindung ein, sie lässt sich leicht von ihr sondern.

querer First nachweisen, der eine obere von einer unteren Fläche scheidet. Diese ist die eigentliche Insertionsfläche. Der untere Theil der Hacke ist auch länger als der obere. Nach unten geht diese Rückfläche in zwei Höcker aus: das Tuberculum mediale und laterale. Nur mit diesen Höckern berührt der Calcaneus beim Gange den Boden. Diese Tubercula sind Muskelhöcker. Der M. abductor hallucis und der M. abductor digiti minimi lassen sich bis zu ihnen verfolgen; ferner erstreckt sich oft der äußere Theil des Musc. quadratus plantae bis zum Tuberculum laterale. Diese Muskeln spielen in dem Aufbau des Fußgewölbes eine Rolle. Bei einem Neugeborenen fand ich einmal eine Einwärtskrümmung der Ferse und vermisste das Tuberculum laterale. —

Betrachtet man das Fersenbein in den verschiedenen Alters- und Entwicklungsstufen von der Außenseite und dehnt die Vergleichung auch auf Fersenbeine von Affen aus, so fällt auf den ersten Blick die frappante Ähnlichkeit auf, die der Calcaneus des Fetus und auch des Neugeborenen in Bezug auf das Längenverhältnis des Körpers zum Halse mit dem des Hylobates concolor, Cynocephalus Babuin, Cynocephalus anubis, Semnopithecus etc. hat, während dieses Verhältnis beim Gorilla eher dem des Erwachsenen ähnelt. Ich will vorerst die gefundenen Werthe der Dimensionen des Körpers und des Proc. anterior Halses) in einer Tabelle niederlegen. Gemessen wurde in der Höhe der oberen Halsfläche auf der Außenseite (Millimetermaß). Als Körperlänge wurde der sagittale Abstand des Angulus calcanei von der Tuberositas calcis gemessen.

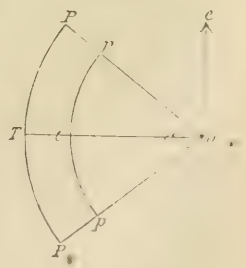
Name und Alter	Absolute Länge des Fersenbein-		Name und Alter	Absolute Länge des Fersenbein-	
	Körpers	Halses		Körpers	Halses
Semnopithecus	14	12	Neugeborener	13	11
Orang Utan	38	16	Kind $1^1/_4$ Jahr	17	15
Hylobates concolor	14	9	- 2 -	19	14
Cynocephalus Bab.	20	17	- 3 -	18	14,5
Cynocephalus Hamadryas	23	17	Knabe $4^1/_2$ -	24,3	16
Gorilla ♂	62	16	- 11 -	37	23
- ♀	48,5	17	Mann 19 -	51	19
Fetus 3 Monate	3	2	Erwachsener	47,5	22
- 5 -	4,8	3	-	58	24
- 7 -	7,5	5,5	- -	61	26

Aus dieser kurzen Übersicht ersehen wir die Differenz der einzelnen Dimensionen des Fersenbeins bei den verschiedenen Abtheilungen.

Der Hals (Proc. anterior) des Fersenbeins ist beim Erwachsenen auffallend kurz, beim Fetus und Neugeborenen auffallend lang. Der Winkel zwischen der Vorderfläche des Körpers und der anstoßenden Oberfläche des Halses (Angulus calcanei) liegt beim Erwachsenen viel weiter nach vorn als bei den genannten früheren Zuständen; der Körper ist auf der lateralen Seite mehr als doppelt so lang als der Hals, beim Fetus und Neugeborenen dagegen nur $1^1/_2$mal; die Schwankungsbreite bewegt sich bei letzteren zwischen 1,18 (Minimum) und 1,6 (Maximum).

Unter den Affen selbst bestehen in dieser Beziehung große Unterschiede. Semnopithecus, Cynocephalus und Hylobates besitzen einen Fersenbeinkörper, der 1,17 bis 1,5mal so lang ist als der Hals. Bei Cercocebus aethiops, Ateles ater, Mycetes seniculus, Chiromys madagascariensis, Hylobates syndactylus finde ich gleichfalls einen langen Proc. anterior calcanei. Bei Gorilla dagegen ist der Körper 2,9 (♀) bis 3,8 (♂) mal so lang als der Hals (bemerkenswerth ist, dass der Proc. anterior beim Gorilla ♂ ungefähr eben so lang ist als beim ♀, trotzdem der Körper des Fersenbeins um 13,5 mm beim ♂ länger ist als beim ♀). Dieses Missverhältnis hat seine Begründung in der verschiedenen Funktion des Fersenbeins bei den genannten Affen. Semnopithecus, Cynocephalus und Hylobates haben im vorderen Sprunggelenke die Möglichkeit, viel beträchtlichere Exkursionen auszuführen, als es bei Gorilla der Fall ist, bei dem es bereits mehr auf die Stabilität des Gelenkes ankommt. Die Hälse des Sprung- und Fersenbeins stehen in einer bestimmten Beziehung zu einander; bei den drei erstgenannten Affen sind sie recht lang, sie isoliren geradezu das obere von dem vorderen Sprunggelenk weit aus einander und bewirken dadurch eine größere Selbständigkeit in den Bewegungen der genannten Gelenke. Außerdem hat der lange Hals den Vortheil, dass der Radius der Bewegung und damit deren Exkursion vergrößert wird. Ein einfaches Schema möge dies z. B. für den Talus erläutern. Wird nun derselbe im oberen Sprunggelenke (*o*) bewegt, so macht nun sein Ende eine Exkursion mit dem Radius, der gleich ist seiner Längsachse (*o T*, *o t*).

Fig. 17.



Ist diese länger, so ist auch die Exkursion ($PP > pp$) eine größere und umgekehrt. Bei jenen Thieren, bei denen es vor Allem auf die Stabilität des Ganges ankommt, sehen wir die Hälse des Sprung- und Fersenbeins kurz, dies ist z. B. beim Elephanten der Fall. Der Talus ist bei ihm sehr breit, kurz und hoch.

Das Längenverhältnis des Halses zum Körper, das wir bei den genannten drei Affen fanden, besteht auch beim Fetus und Neugeborenen; es ist derselbe gemeinsame Bauplan, unter dem das Fersenbein steht. Der Körper ist beim Fetus 1,36 bis 1,6mal so lang als der Hals. (Es scheint der Proc. anterior in den letzten Fetalmonaten intensiver in die Länge zu wachsen.) Beim Neugeborenen bestand sogar zwischen der Länge des Körpers zu jener des Halses des Fersenbeins das Verhältnis 13 mm : 11 mm. Mit fortschreitendem Wachsthum bleibt der Hals des Calcaneus immer mehr zurück, während der Körper sich mächtig entwickelt. Gerade zur Zeit der Erlernung des aufrechten Ganges bildet sich diese Umgestaltung aus. Beim Kind von $1^1/_4$ Jahren fand ich den Körper nur 1,13mal so lang als den Hals; beim 2jährigen Kind ist der Körper länger geworden, der Hals nicht. Der Körper entwickelte sich auf Kosten des Halses, er ist bereits 1,36mal so lang als letzterer. Beim $4^1/_2$-jährigen Knaben hat der Körper um 7,3 mm, der Hals bloß um 1 mm an Länge zugenommen gegenüber dem $1^1/_4$jährigen Kind. Der Körper ist bereits 1,5mal so lang als der Hals. Das Wachsthum des Fersenbeinkörpers schreitet in viel höherem Maße fort als das des Fersenbeinhalses; letzterer nähert sich der Wachsthumsgrenze viel rascher als ersterer.

Beim 11jährigen Knaben ist der Körper bereits 1,6mal so lang als der Hals, beim 19jährigen Mann 2,7mal so lang. Beim Erwachsenen ist nun der Körper 2,16 bis 2,41mal so lang als der geradezu reducirte Hals. In manchen Fällen fand ich das Verhältnis noch krasser. Durch eine ganz auffallende Kürze des Proc. anterior zeichnet sich der Calcaneus eines übrigens ganz wohl erhaltenen Skelettes aus dem Jahre 1543 aus, das Vesalius dem anatomischen Museum in Basel schenkte. Die Verkürzung des Halses und die Verlängerung des Körpers stellt somit einen erst im extra-uterinen Leben erworbenen Charakter dar, während in früheren Entwicklungsstufen Zustände bestehen, die wir bei Cynocephalus, Hylobates und Semnopithecus fanden und erklärten. Die Ursache der Umgestaltung der Proportionen beim Menschen wird erklärt durch den Zeitpunkt, in dem sie eintritt. Sie ist ein Produkt des aufrechten Ganges. Gorilla

hat in diesem Punkte mehr Ähnlichkeit mit dem Erwachsenen, weil er ja in der That befähigt ist, aufrecht zu gehen. Nach Du-Chaillu (citirt nach Brehm) ist es nicht zu bezweifeln, dass Gorilla in erhobener Stellung ziemlich schnell und viel länger als der Chimpanse oder andere Affen dahinwandeln kann. Wenn er aufrecht steht, so biegt er seine Kniee nach außen.

Bei Orang Utan ist die Fußwurzel als Ganzes wie im Einzelnen erheblich reducirt im Vergleich zu dem mächtig entwickelten übrigen Fuß.

Der Fersenbeinhals des Fetus und Neugeborenen erscheint ferner nicht bloß länger, sondern im Vergleich zum Körper auch relativ höher als beim Erwachsenen. Der Körper ist zwar auch bei ihnen höher als der Hals, doch ist dieser Höhenunterschied nicht so beträchtlich wie beim Erwachsenen. Bezeichne ich als Höhe des Körpers den senkrechten Abstand vom oberen, äußeren Pol der Facies articularis lateralis des Calcaneus bis zu seiner Plantarfläche und als Höhe des Halses den senkrechten Abstand seiner oberen und unteren Fläche auf der Außenseite, so ergiebt sich folgende Tabelle (in Millimetern):

Name und Alter	Absolute Höhe des Fersenbein-		Name und Alter	Absolute Höhe des Fersenbein-	
	Körpers	Halses		Körpers	Halses
Orang Utan	28	14,5	Neugeborener	13	9
Cynocephalus Bab.	16	11 (14*)	-	14	9
Cynocephalus[1] Hamadryas	15	11	Kind $1^1/_4$ Jahr	18	11
			Knabe $4^1/_2$ -	25	17
Hylobates concolor	10	5 (7*)	- 11 -	34	18,5
Semnopithecus	10	6,5	Erwachsener	39	20
Gorilla ♂	32	17	-	42	22
- ♀	27	14	-	46,5	22
Fetus 5 Monate	5	3,6			
- 7 -	7	5			

Ein flüchtiger Blick auf diese Tabelle belehrt sofort, dass das Wachsthum des Fersenbeins in seinen Abschnitten, Körper und Hals,

[1] Cynocephalus Hamadryas verhält sich fast eben so wie Cynocephalus Babuin; in der Besprechung der Tabelle ist aus Raumersparnis nur von letzterem die Rede.

* Der Hals wird vom Angulus calcanei bis zur Facies cuboidea stetig höher; die erste Zahl ist an der Wurzel, die zweite am Ende des Proc. anterior gemessen.

ein differentes ist. Den Zustand, welchen wir beim Fetus fanden, besitzt auch Cynocephalus, mit dem er überhaupt große Ähnlichkeit bezüglich des Aufbaues des Fußskelettes hat. Bei Cynocephalus Babuin ist der Körper 1,45 bis 1,14mal so hoch als der Hals (dieser nimmt von der Wurzel bis zur Facies cuboidea an Höhe zu; vgl. die Tabelle); dasselbe gilt für Hylobates concolor, bei dem der Körper 2 bezw. 1,4mal so hoch ist als der Hals; bei Hylobates syndactylus ist der Proc. anterior gleichfalls lang und hoch; bei Semnopithecus ist der Körper $1^1/_2$mal so hoch als der Hals. Beim 5monatlichen Fetus ist nun der Körper 1,4mal so hoch als der Hals, analog beim 7monatlichen Fetus. Beim Neugeborenen $1^1/_2$mal, beim $1^1/_4$jährigen Kind 1,6mal, beim $4^1/_2$jährigen Kind 1,57mal, beim 11jährigen Knaben 1,8mal, beim Erwachsenen ungefähr doppelt so hoch (vgl. die Tabelle). Man kann somit ganz klar die Veränderung wahrnehmen, die allmählich eintritt: die Höhenentfaltung des Körpers und die Höhenreduktion des Halses. Die große Differenz, die in dieser Beziehung zwischen dem Erwachsenen und manchen Primaten, z. B. Cynocephalus, Semnopithecus etc. besteht, wird überbrückt durch den Fetus und Neugeborenen. In den ersten Kinderjahren ist der Körper im Vergleich zum Hals noch nicht so hoch wie beim Erwachsenen, erst mit der Konsolidirung des aufrechten Ganges gehen die genannten Veränderungen einher, die schließlich dazu führen, dass der Körper, der bis zum 7monatlichen Fetus 1,4mal, beim Neugeborenen 1,5mal so hoch ist als der Hals, beim Erwachsenen doppelt so hoch ist als letzterer[1]. Gorilla steht in dieser Beziehung dem erwachsenen Menschen näher als dem Cynocephalus oder Semnopithecus und dem Neugeborenen. Kann man über diesen Zusammenhang etwas Bestimmtes sagen? Gewiss. Der aufrechte Gang überträgt die Leibeslast auf den Talus und von diesem auf den Fersenbeinkörper. Der Träger des Talus und damit der Körperlast steht unter einem hohen Druck; dieser wirkt als »trophischer Reiz« und seine Folge ist die erhöhte Wachsthumsintensität des Fersenbeinkörpers. Außerdem bewirkt der Zug der Achillessehne beim aufrechten Gang gleichfalls eine Höhenzunahme der Hacke. Oft ist auch letztere höher als der vor ihr gelegene Theil des Fersenbeinkörpers. Der hohe Hals des

[1] Für den Japaner findet Lucae den vorderen Theil des Fersenbeins viel dicker und höher als beim erwachsenen Europäer. Bei einem Eingeborenen der Philippinen finde ich den Proc. anterior calcanei etwas höher als beim Europäer; das Höhenverhältnis des Körpers zum Halse lautet in mm 34 : 20.

Fersenbeins giebt ferner ein Hindernis für die Pronationsbewegung im Talo-Tarsalgelenk. Das letztere steht beim Fetus und beim Neugeborenen in Supination; durch den aufrechten Gang wird es in die Pronation überführt; der Proc. anterior calcanei, welcher durch seine Höhe beim Neugeborenen einen Widerstand den intensiveren Pronationsbewegungen bietet, wird im Laufe der Entwicklung im Wachsthum zurückgehalten. Durch die Pronationsbewegungen bildet sich schließlich an der Anstoßstelle des Proc. fibularis tali an der Wurzel des Calcaneushalses eine Einsenkung. Im Talocruralgelenk erfolgt eine Supination; der Außentheil des Sprungbeins, auf dem die Hauptlast des Körpers ruht und der auch höher ist als der Innentheil, wird immer tiefer in den Calcaneus gesenkt und trägt dadurch zur Reduktion des Proc. anterior calcanei viel bei[1].

Facies articularis lateralis calcanei.

Der Bau dieser Gelenkfläche wurde von verschiedenen Autoren verschieden aufgefasst.

Henle betont bereits die unregelmäßige Begrenzung und Krümmung der Gelenkfläche in den meisten Fällen, und hierin hat er unbedingt Recht. Ich habe an den vielen Fersenbeinen, die meiner Untersuchung zu Grunde lagen, fast nie eine bis in die letzten Einzelheiten gehende Übereinstimmung gefunden. Für die selteneren, eigentlich gesetzmäßigen Exemplare nahm Henle als Grundform der genannten Gelenkfläche einen Abschnitt einer Cylinderfläche von 28 mm Radius an. Die Achse desselben soll durch das Fersenbein vom hinteren Rande der lateralen zum vorderen Rande der medialen Fläche gehen. Sie soll mit der Fußachse einen Winkel von 30°

[1] Bei einer Mumie (♀, die auf dem Todtenfeld von Ancon (Peru) im Jahre 1875 ausgegraben wurde, fand ich — so weit die Untersuchung anstellbar war — folgende Verhältnisse: Auffällend war die Kürze der Hacke und des Proc. anterior. Die Hacke war doppelt so breit und 2,8mal so hoch als tief. Die Kürze der Hacke erklärte sich aus dem Umstande, dass die Facies articul. lateral. calcan. sich weit nach rückwärts erstreckte. Die absoluten Maße der Tiefe bezw. Breite bezw. Höhe der Hacke betrugen in mm: 14 bezw. 27 bezw. 39 die Messungsmethode s. pag. 56, 62, 65). Der Proc. anterior war kürzer als hoch (im Gegensatze zum Europäer). Die Länge bezw. Höhe des Corp. calcan. betrug 45 bezw. 34 mm, jene des Proc. anter. 17 bezw. 22 mm. — Das Sustentaculum tali stand höher als die große laterale Gelenkfläche des Fersenbeins und war deutlich längskonkav. Der Proc. trochlearis war recht kräftig entwickelt. Die Mumie befindet sich im Berliner Museum für Völkerkunde (V. A. 5825. Nr. 27).

einschließen, so dass sie bei normal aufgesetzten, lateralwärts gewendeten Füßen der Medianebene parallel läuft. Henke hält die Facies articularis lateralis für den Abschnitt eines flachen Kegels, dessen Spitze ins mediale Ende des Sinus tarsi fällt. Das Fersenbein bewegt sich gegen das Sprungbein um dieselbe schief von hinten unten und außen nach vorn, oben und innen gerichtete Achse wie das Kahnbein gegen den Sprungbeinkopf. Die Spitze des Kegels fällt dicht neben die Durchtrittsstelle der Achse am inneren Ende des Sinus tarsi.

C. Langer hält die hintere Gelenkfläche des Fersenbeins gleichfalls für den Abschnitt eines Kegels, dessen Spitze dem Sustentaculum tali zugewendet ist und dessen Achse von demselben bis gegen die Mitte der Außenfläche des Fersenbeins gerichtet ist. Die Achse soll mit dem Horizont wie mit der Fußachse einen Winkel von 45° einschließen. Nach Langer sollen auch beiderlei Gelenkflächen des Astragalus und Calcaneus vollkommen kongruent sein und sich in genauem Kontakte dann befinden, wenn die Tibia die Stellung hat, die ihr beim aufrechten Gange zukommt. Um eine bestimmte Exkursion des Fußes auszuführen, sollen sich nach Langer stets beide Gelenke, das obere wie das untere Sprunggelenk, bald gleichzeitig, bald wechselnd, meist aber in der Art betheiligen, dass das Maximum der Bewegung in dem einen erst dann eintritt, wenn das andere ausgespielt hat.

H. von Meyer hat für den Bau der Facies articularis lateralis eine komplicirte Erklärung gegeben. Sie soll aus zwei verschiedenen Abtheilungen bestehen: 1) Einer inneren (oberen), die einem einachsigen Rotationskörper angehört, dessen Achse horizontal und nach innen und vorn gerichtet ist. Sie verlässt in ihrer Verlängerung den Calcaneus unter dem Sustentaculum tali. Um diese Achse geschieht die Bewegung des freischwebenden Fußes, dessen Außenrand bereits der Schwere nach gefallen ist. 2) Einer unteren (äußeren) Abtheilung, die einem sehr stumpfwinkligen Kegel angehört, dessen Spitze in dem inneren vorderen Rande der großen Gelenkfläche des Calcaneus liegt; seine Achse steigt schief auf nach innen und vorn; nach hinten verlängert, geht sie ungefähr durchs Tuberculum externum des Tuber calcanei, nach vorn verlängert durch das Collum tali, und tritt aus diesem ungefähr in der Mitte des Oberrandes der Facies navicularis des Sprungbeins hervor (untere Achse des Astragalus). Um diese Achse geschieht die Bewegung des Talus bei der Feststellung des Fußes und die Bewegung des Fersenbeins und mit

diesem des ganzen Fußes, wenn an dem freischwebenden Fuße die Einstellung des Talus sich wieder auslöst.

Luschka hält die hintere Gelenkfläche am Fersenbein für den Abschnitt einer Kegelfläche; er nimmt eine gemeinsame Achse fürs Talonavicular- und Talocalcaneusgelenk an. Diese Achse liegt bei gerade nach vorn gerichteter Fußspitze rein sagittal und verläuft durch den Sprungbeinkopf und den Fersenbeinkörper so, dass deren Enden durch die Ansätze des Lig. calcan. navic. dors. und calc. fibulare bezeichnet sind. Um diese Achse wird die Adduktion und Abduktion ausgeführt. C. Hüter schließt sich wesentlich Henke's Ausführungen an s. oben). Während der Reinschrift meiner Arbeit kam ich zum Studium eines neueren Werkes »über die Entstehung und Verhütung der Fußabnormitäten etc.« (s. Litteraturverzeichnis) von Boegle. Der genannte Autor nimmt nun an, dass die Bewegung in der Gelenkverbindung zwischen Sprung- und Fersenbein eine Kombination von drei gleichzeitigen Rotationen um drei bewegliche, sich überkreuzende, aber nicht schneidende Achsen darstellt. Die Gelenkflächen sind stets in genauem Kontakte.

Wir ersehen somit aus der vorhergehenden Übersicht, dass fast jeder Autor seine eigene Ansicht über die Beschaffenheit und die Form der großen hinteren Gelenkfläche des Sprungbeins hatte. Sie wurde für eine Cylinder-, Kegel-, ein- und mehrachsige Rotationsfläche erklärt mit verschiedenem Verlauf der Gelenkachsen. Die Ursache der verschiedenen Anschauungen liegt — wie ich mich an einer großen Reihe von Fersenbeinen überzeugte — in der großen Variabilität der Gelenkfläche selbst; dieselbe ist zahlreichen individuellen Schwankungen unterworfen. Aus diesem Grunde lässt sich die Gelenkfläche nicht unter eine einzige, streng gesetzmäßige Form ordnen. Immerhin muss ich eines Befundes erwähnen, den ich bei recht vielen Fersenbeinen fand und der vielleicht die ursprüngliche, gesetzmäßige Form darstellt. Da man als normalen Zustand gewöhnlich den häufigeren bezeichnet, so könnte der folgende Befund als normale Form der Gelenkfläche angesprochen werden.

Ich fand nämlich die Facies articularis lateralis calcanei in zwei auf einander senkrechten Richtungen gekrümmt, in der einen konkav, in der anderen konvex. Dies stürzt bereits die Annahme einer Cylinder- oder Kegelfläche. Der in der Richtung der Hauptachse geführte Schnitt sollte bei diesen regelmäßigen Rotationsflächen einen lineären, einen geraden Durchschnittsrand ergeben. Dies ist nun nicht der Fall bei der großen Gelenkfläche des Fersenbeins. Zum

Beweise dieser Behauptung bediente ich mich eines eben so einfachen wie zweckmäßigen Verfahrens. Ich nahm einen geradkantigen Körper (einen Objektträger) und setzte ihn auf die Gelenkfläche auf, und zwar gerade auf den First derselben in der Richtung der angenommenen Achse und senkrecht auf die Konvexität; da zeigte es sich, dass von dem Glase nur die Ränder der Gelenkfläche berührt werden, während das Zwischenstück eingesunken ist, so dass man zwischen dem Objektträger und diesem Theil der Gelenkfläche einen dünnen Gegenstand, z. B. eine Skalpellspitze durchschieben konnte. Kurz gesagt: Die Gelenkfläche erwies sich als sattelförmig, als gekehlt. Macht man diesen einfachen Versuch an der symmetrischen Stelle der Cavitas glenoidalis tali, so tritt das Umgekehrte ein, der Objektträger sitzt auf der Mitte auf und die seitlichen Partien fallen ab. Diese sattelförmige Einsenkung der Facies articularis lateralis ist nun an den verschiedenen Fersenbeinen sehr verschieden ausgebildet, bald intensiver, bald schwächer, bald an dieser, bald an jener Stelle ausgesprochener, aber fast immer vorhanden. Es kreuzt sich gewöhnlich in der Gegend des Firstes der Gelenkfläche die Konvexität in der Richtung von hinten innen nach vorn außen mit der Konkavität in der Richtung von außen hinten nach innen vorn. Der tiefste Punkt der Kehlung liegt bald mehr nach innen, bald mehr nach außen. Es kann der Aufbau der Gelenkfläche in eine gewisse Beziehung gebracht werden zu der Rollenfläche des Talus; auch da bestehen die seitlichen Gelenkerhabenheiten und dazwischen die Kehlung, die Einsenkung der Gelenkfläche. Allerdings sind diese Charaktere an der Talusrolle viel ausgesprochener als am Calcaneus. Die Sattelung der großen Gelenkfläche des Calcaneus besteht jedoch nicht in allen Theilen der Gelenkfläche in gleichem Grade. In einigen Fällen fand ich nur die hintere Hälfte der Gelenkfläche sattelförmig, die vordere (vom First ab) konvex in jeder Richtung. Man fühlte auch beim sanften Streichen über die Gelenkfläche ihren verschiedenen Charakter. In einigen Fällen reichte die Sattelung bis zum Rückrand der Gelenkfläche, in anderen war der hinterste Theil derselben mehr eben. Ich sehe ab von der Anführung weiterer Variationen in der Konstruktion der Gelenkfläche; die zahlreichen individuellen Verschiedenheiten beziehen sich auf die Intensität und Richtung der Krümmung, auf die Neigung der Gelenkfläche gegen den Horizont, auf die Ausdehnung der Gelenkfläche etc. All diese abweichenden Formen haben aber das Gemeinsame, dass die Gelenkfläche nebst der konvexen noch eine

konkave Krümmung, eine Kehlung besitzt. Nach Abschluss dieser Arbeit gelangte ich erst zum Studium einer neueren Publikation von Boegle (s. Litteraturverzeichnis), in der der Facies articularis lateralis gleichfalls der Charakter der Sattelung zugesprochen wird. Nach meinen obigen Ausführungen kann ich hierin Boegle nur zustimmen.

Die erwähnten Verschiedenheiten im Bau der Gelenkfläche sind zurückzuführen auf den verschiedenen Gang der einzelnen Individuen. Bekanntlich hat fast jeder Mensch eine für ihn charakteristische Gangart. Dieselbe beeinflusst nun zweifellos die Ausbildung und Krümmung der Gelenkflächen. Wenn auch diese Einwirkung oft eine minimale ist, so lässt sich deren Existenz nicht in Abrede stellen. Die verschiedene Ausnutzung der Bewegungsmöglichkeiten der einzelnen Gelenke, die konstante Prävalenz gewisser Bewegungen im Sprunggelenke kann nicht spurlos vorübergehen an der Form der Gelenkflächen. Je feiner nuancirt die Gangunterschiede sind, desto feiner sind auch die Formunterschiede der Gelenkflächen. Nach der Seite der stärkeren Ausnutzung der Bewegungsfähigkeit des Gelenkes tritt eine entsprechend stärkere Ausbreitung des Knorpelüberzuges auf; auf der Seite hingegen, wo die Bewegungen ausgefallen sind, tritt eine Verödung desselben ein. So bestimmt auch hier die Funktion die Form.

Beim Neugeborenen ist die Gelenkfläche viel regelmäßiger gebaut. C. Hüter hat die Facies articularis lateralis als Abschnitt einer Kegelfläche aufgefasst, deren Basis nach hinten und außen, deren Spitze nach vorn und innen sieht und ins Sustentaculum tali fallen würde. Der First der Gelenkfläche sondert einen medialen von einem nur etwas größeren lateralen Abschnitt, er steht somit fast in der Mitte der Facies. Die Gelenkfläche fällt ferner von hinten nach vorn herab; die Spitze derselben liegt tiefer als der Außenrand. Vergleicht man diese Kegelform der Gelenkfläche beim Neugeborenen mit ihrer Gestalt beim Erwachsenen, so ergeben sich wichtige Unterschiede. Der First der Gelenkfläche liegt beim Erwachsenen nicht in der Mitte; die Facies articularis lateralis ist beim Erwachsenen plantarwärts herabgerückt; der äußere Theil der Facies fällt beim Erwachsenen steiler ab; er erstreckt sich weiter nach unten wegen der Niedrigkeit des Proc. anterior. Der rückwärtige (innere) Theil dagegen erscheint gehoben in Folge des Überwachsthums des Fersenbeinkörpers. Der Außenrand der Gelenkfläche, die Peripherie der Kegelbasis, beträgt beim Neugeborenen ungefähr

ein Drittel eines Kreisumfanges; versucht man beim Erwachsenen den Außenrand der Facies in die Peripherie eines Kreises zu bringen, so erweist er sich gewöhnlich als flacher, er beträgt oft nur ein Viertel derselben. Das Centrum der Kegelbasis liegt in der Mitte der Außenfläche des Fersenbeinkörpers. Der vordere Radius der Gelenkfläche ist beim Neugeborenen in der Regel länger als der hintere. Der First der Gelenkfläche verläuft beim Neugeborenen nicht so sehr der queren Richtung zugeneigt wie beim Erwachsenen. Er zieht bei ersterem von außen hinten nach innen vorn, bei letzteren fast rein von außen nach innen. Der wichtigste Unterschied ist aber der, dass beim Erwachsenen die Gelenkfläche nach vorn und unten herabfällt, sie rutscht geradezu wegen der Höhenreduktion des Proc. anterior herab; beim Neugeborenen hingegen setzt die Höhe desselben der Ausbreitung der Gelenkfläche ein Hindernis entgegen; dieselbe reicht dafür weiter nach rückwärts als beim Erwachsenen. Die Kehlung bezw. Sattelung der Gelenkfläche konnte ich öfters auch beim Neugeborenen nachweisen; sie war besonders im medialen Theil der Gelenkfläche ausgesprochen (vgl. das oben angegebene Verfahren pag. 70). — Der Außenrand der Gelenkfläche schweift rückwärts nach der medialen Seite hin ab, so dass der Außenrand des Knochens und jener der Gelenkfläche oft vorn zusammenfielen, während sie rückwärts einen nach hinten offenen Winkel von ungefähr 40° einschließen.

Zusammenfassung. Der Calcaneus des Neugeborenen befindet sich in der Supinationsstellung; die große Gelenkfläche des Fersenbeins erstreckt sich nicht so tief herab, weil der Proc. anterior relativ viel höher ist als beim Erwachsenen (an Medianschnitten von Füßen sehr junger Embryonen ist diese Höhendifferenz von Körper und Hals oft auffallend gering). Die Gelenkfläche senkt sich nun beim Erwachsenen stärker nach abwärts, weil einerseits das Höhenwachsthum des Fersenbeinkörpers ein sehr intensives ist, andererseits das Höhenwachsthum des Proc. anterior reducirt ist. Wegen des Tieferstandes des letzteren reicht beim Erwachsenen die Gelenkfläche tiefer als beim Neugeborenen. Die Ursache davon ist der aufrechte Gang; die ganze Last des Leibes überträgt sich mittelbar durch den Talus auf den Fersenbeinkörper; dieser bildet den hinteren Stützpunkt des Fußgewölbes. (Die beiden Fersenbeine sind kräftig genug, den aufrechten Körper zu tragen: man kann ganz gut auf den Fersen gehen; nur beim Stand auf den Fersen benöthigt man einer dritten Stütze zur Erhaltung des Gleichgewichts.)

Der Fersenbeinkörper nimmt nun am mächtigsten in der stärksten Druckrichtung zu, i. e. im Höhendurchmesser. Durch den aufrechten Gang findet ferner beim wachsenden Menschen eine Pronationsstellung des Fußes statt; durch die Zusammenziehung der Fußknochen zu einem Gewölbe wird aus der ursprünglichen Supinations- die definitive Pronationsstellung bewirkt, der innere Fußrand wird gesenkt [1]. Die Pronationsbewegungen im Talocalcaneusgelenke prägen sich in der Gestalt der großen Gelenkfläche am Fersenbeinkörper deutlich aus. Der vordere Theil derselben wird in der Richtung nach außen und unten geradezu ausgewalzt, es erfolgt eine Ausbildung des Knorpelüberzuges in der Richtung der Bewegungen. Der Proc. anterior calcanei bleibt dabei in seiner Entwicklung zurück; der Talus dringt nämlich bei jeder intensiveren Pronationsbewegung im unteren Sprunggelenke immer tiefer in ihn ein. Der kantige Proc. fibularis tali wird mit großer Kraft in den Calcaneus getrieben, der wieder durch den Gegendruck vom Boden aus, durch die Gewölbespannung gegen den Talus gedrängt wird. Der Proc. anterior calcanei hat unter diesen hohen Druckverhältnissen zu leiden und diese sind für sein Unterwachsthum verantwortlich zu machen. Es macht auf mich den Eindruck, dass ein Druck, der auf einen Knochen wirkt, einen gewissen Grad der Intensität nicht überschreiten darf, wenn er die Entwicklung dieses Knochens nicht hemmen soll. Bis zu diesem Grade kann er unter Umständen als »trophischer Reiz« auf den Knochen wirken, gerade in der Druckrichtung intensiver zu wachsen; wird dieser Grad überschritten, dann reizt er das Knochenwachsthum nicht mehr, sondern er hemmt und lähmt es. Auch kommt es sehr viel auf die gegenseitigen Kontaktflächen der Knochen an. Je ausgedehnter die Berührungsfläche ist, desto mehr vertheilt sich der Druck, je kleiner dieselbe ist (dies gilt für den kantig zugeschärften Proc. fibularis tali, der immer tiefer in den Proc. anterior calcanei eindringt; als Ausdruck dieser Pronationsbewegungen im Talocalcaneusgelenk ist die grubige Einsenkung an der Wurzel des Proc. anterior zu betrachten), desto mehr koncentrirt sich der Druck und desto intensiver ist die Druckwirkung. — Beim Neugeborenen zeigt die Ausbildung der großen Gelenkfläche des Fersenbeins noch die Fähigkeit zu sehr intensiven Supinationsbewegungen, bei welchen die rückwärtigen Partien der

[1] Die Tuberositas ossis metatarsale V. berührt nicht mehr den Boden; sie soll nach H. von Meyer beim Erwachsenen 1—2 cm über demselben stehen.

gegenseitigen Gelenkflächen des Talus- und Calcaneuskörpers auf einander zu liegen kommen.

Versucht man am Gelenkpräparate eines normalen Fußes eines Erwachsenen jenen Grad von Supination auszuführen, dessen der Neugeborene fähig ist, so tritt der hintere Talustheil über den Rand der Gelenkfläche des Fersenbeins heraus; keine überknorpelte Gelenkfläche nimmt ihn auf wie beim Neugeborenen, sondern er ragt frei heraus, der Kontakt der Gelenkflächen wird unterbrochen; zwischen der rückwärtigen Grenze des Knorpelüberzuges und der Kapselinsertion befindet sich ein circa 4 mm breiter »intrakapsulärer Knochenstreifen« (C. Hüter), auf den sich der Knorpelüberzug in Folge der Reduktion der Supinationsbewegungen beim aufrechten Gange nicht mehr ausbreitet und auf den nur dünne Bindegewebszüge von dem Kapselansatz ausstrahlen. Andererseits ist, wie bereits erwähnt, die Pronationsbewegung in diesem Gelenke beim Erwachsenen in höherem Maße möglich als beim Neugeborenen. Der Körper des Fersenbeins ist bei diesem bloß $1^1/_2$mal so hoch als der Hals. Würde der Zustand, den wir beim Neugeborenen antreffen, persistiren, denken wir uns den Fersenbeinkörper nicht doppelt, sondern bloß $1^1/_2$-mal so hoch als den Proc. anterior calcanei, so müsste daraus die Unmöglichkeit resultiren, die Pronationsbewegung im unteren Sprunggelenke (Talocalcaneusgelenk) bis zu jenem Grade zu vollführen, der zur normalen Ausübung des aufrechten Ganges nothwendig ist. Nach unserer Tabelle berechnet, müsste der Processus anterior beim Erwachsenen um 6—9 mm höher und um 18—25 mm länger sein, wenn das Verhältnis seiner Dimensionen zu denen des Körpers das gleiche bliebe wie beim Neugeborenen. Der Widerstand, welcher der Pronationsbewegung im Talocalcaneusgelenk entgegengesetzt wird, ist einfach um 6 bis 9 mm herabgedrückt, die Knochenhemmung tritt später ein. Der Hauptunterschied in dem Bau der Articulatio talo calcanea beim Neugeborenen und beim Erwachsenen besteht somit darin, dass bei ersterem die Supinations-, bei letzterem die Pronationsbewegung die Hegemonie hat.

Wir müssen uns nun mit der Beantwortung der Frage beschäftigen, was wohl die Ursache des besprochenen differenten Verhaltens der Gelenkformen beim Neugeborenen und beim Erwachsenen ist. Zu diesem Behufe wollen wir vergleichend vorgehen und die Facies articularis lateralis calcanei bei Gorilla und bei Cynocephalus sp. beschreiben.

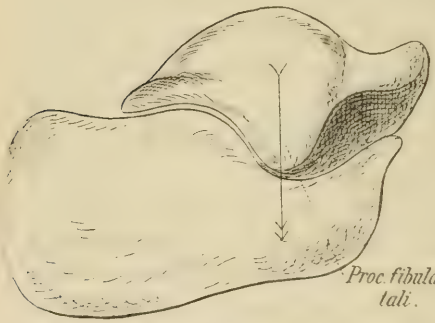
Die Facies articularis lateralis calcanei des Gorilla ist aufzu-

fassen als Ausschnitt eines Cylindermantels, dessen Achse von außen nach innen zieht. Ihr äußerer Endpunkt liegt in der Mitte der Außenfläche des Fersenbeinkörpers, nach innen verlängert, tritt die Achse unter dem Ansatz des Sustentaculum tali heraus. Entsprechend der Richtung der Gelenkfläche ist die Achse auch etwas geneigt von außen nach innen. Die Gelenkfläche ist vorn viel breiter als rückwärts. Die Ursache dieser Breitendifferenz ist im Talus zu suchen s. pag. 41), dessen Cavitas glenoidalis sich rückwärts nur auf die Unterfläche des Tuberculum laterale des Proc. posterior ausbreitet, während das sehr mächtige Tuberculum mediale in die Bildung der Gelenkfläche nicht einbezogen ist; vorn hingegen bekleidet sie die Unterfläche des kräftigen Proc. fibularis tali, und desshalb ist die Cavitas hinten schmäler als vorn. Die beiden Gelenkflächen am Talus und Calcaneus sind nicht kongruent; der konvexe Gelenkkörper am Fersenbein ist mit kürzerem Radius konstruirt als der konkave am Talus; ferner sind auch die Dimensionen verschieden. Der Vorderrand der Cavitas ist kürzer, der Hinterrand länger als an der entsprechenden Gelenkfläche am Fersenbein; beim Gorilla ♂ ist der Vorderrand der Facies articularis lateralis doppelt so lang als der Hinterrand (24 mm : 12 mm); der Außen- und Innenrand konvergiren stark nach rückwärts. Der First der großen Gelenkfläche des Fersenbeins verläuft annähernd quer von außen nach innen und etwas geneigt von oben nach unten. Er sondert einen rückwärtigen Theil der Gelenkfläche, der sich auf die obere Fläche des Fersenbeinkörpers hinzieht, von einer vorderen breiteren Hälfte, die wegen des niedrigen Proc. anterior steil abfällt; sie stößt ungefähr unter einem rechten Winkel mit dem letzteren zusammen. Der äußere Theil des Gelenkkörpers ragt nun vorn mit scharfem, keilartigen Rande vor; die Gelenkfläche erscheint wie nach außen geschoben, was namentlich bei der Ansicht von oben deutlich wird. Der Vorderrand der Facies articularis lateralis schließt mit dem Außenrand des Proc. anterior einen rechten Winkel ein. Nur die schmälere, innere Partie der Gelenkfläche endigt auf dem Proc. anterior selbst, sie steht senkrecht auf ihm; die äußere Partie ragt frei heraus. Der Proc. anterior erscheint im Vergleich zum Fersenbeinkörper recht schmal; er ist ferner circa halb so hoch als dieser; doch nimmt er nach vorn an Höhe zu, so dass er an seinem Ende bereits ziemlich höher steht als an seiner Wurzel, die durch den Proc. fibularis tali eingedrückt ist. Die Konvexität der äußeren Gelenkfläche des Fersenbeins hat eine gewisse Beziehung zur Konka-

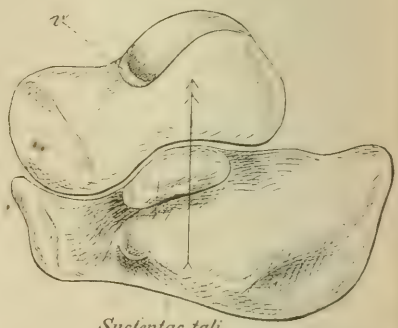
vität der inneren Gelenkfläche (auf dem Sustentaculum tali s. unten). Die Längskrümmung beider erfolgt in der gleichen Richtung, nur an der medialen Fläche konkav, an der lateralen konvex. Die Achse der ersteren liegt im Talus, der letzteren im Calcaneus. Die Achsen liegen verlängert ungefähr parallel und über einander. Der Bau der Facies articularis lateralis ist somit wesentlich verschieden von dem beim Neugeborenen und beim Erwachsenen. Im Gegensatze dazu sind die Ähnlichkeiten bemerkenswerth, die die große Gelenkfläche des Fersenbeinkörpers des Cynocephalus sp. mit jener beim Neugeborenen besitzt; bei diesem Affen finden wir die für den Neugeborenen charakteristische Stellung der Gelenkfläche, eine fast bis zur Übereinstimmung gehende Ähnlichkeit der Längen- und

Fig. 18. Fig. 19.

Umrisszeichnung.



Talus und Calcaneus von außen. Zu beachten sind auch die Dimensionen der einzelnen Theile des Sprung- und Fersenbeins.



Talus und Calcaneus von innen. *v* vorderster Theil der medialen Rollenfacette (s. pag. 34).

Höhendimension des Proc. anterior calcanei (vgl. die Tabellen auf pag. 62, 65); wir finden ferner die starke Krümmung der Gelenkfläche gemeinsam; ihr First steht an gleicher Stelle wie beim Neugeborenen; er verläuft von außen hinten nach innen vorn, etwas geneigt von oben nach unten; beim Erwachsenen jedoch, wo die Gelenkfläche in die Pronationsstellung überführt wird, zieht der First von außen nach innen, aber nur wenig von hinten nach vorn, er liegt mehr frontal als beim Neugeborenen; ferner steht beim Erwachsenen die Facies lateralis calcanei in gleicher Höhe mit dem Sustentaculum tali; mitunter steht sogar der mediale Theil der Gelenkfläche höher, so dass der First sogar medialwärts aufsteigt. Cynocephalus und der Neugeborene haben in diesem Gelenke ungefähr die gleiche Fähigkeit, Supinationsbewegungen auszuführen im

Gegensatze zum Erwachsenen. Der ursprüngliche Charakter der Gelenkeinrichtung ähnelt also mehr dem Zustand bei Cynocephalus als jenem beim Erwachsenen. Cynocephalus benutzt nun wie die anderen Primaten den Fuß sowohl als Gehwerkzeug wie auch als Greiforgan, und darin ist die hohe Fähigkeit zu Supinationsbewegungen begründet. Der Umbildungsprocess der Gelenkfläche beim Menschen ist als ein Produkt der Orthoskelie aufzufassen. Die Hauptlast des aufrechten Körpers wird auf die laterale Talushälfte geworfen und, wie wir bereits oben nachgewiesen haben, wird aus der primitiven Pronationsstellung des Talus im oberen Sprunggelenk die endgültige Supinationsstellung bewirkt, indem der ursprünglich höher stehende laterale Rollentheil tiefer rückt — im Verein damit nimmt der Proc. anterior calcanei an Höhe ab —, der mediale Rollentheil dagegen durch das in die Höhe strebende Sustentaculum tali gehoben wird, bis schließlich beide Rollenränder ungefähr in der Horizontalen liegen. Der Proc. fibularis tali rückt immer tiefer in den Proc. anterior; die Gelenkfläche des ersteren (im lateralen Theil der Cavitas glenoidalis) biegt lippenförmig nach vorn um; diese Knorpellippe auf der Vorderfläche des Proc. fibularis findet sich sowohl beim Erwachsenen wie auch beim Neugeborenen und bei Cynocephalus. Sie beruht auf der ihnen gemeinsamen Artikulation mit den Bandmassen auf der lateralen Hälfte des Proc. anterior calcanei; diese erfolgt bei der extremen Pronationsbewegung; die Hemmung derselben tritt beim Neugeborenen wie bei Cynocephalus wegen der Höhe des Proc. anterior calcanei früher ein als beim Erwachsenen. Am Vorderrand des Tibiaendes haben wir gleichfalls eine Knorpellippe kennen gelernt; diese Knorpellippen bilden sich aus im Anschluss an Bewegungen, die in den betreffenden Gelenken am häufigsten ausgeführt werden, bei denen das Gelenkende mit den derben Bandmassen der Kapsel zusammenstößt.

Betrachten wir das Sprunggelenk von der Außenseite, so sehen wir, wie der Talus mittels des Proc. fibularis in den Calcaneus eindringt im Sinne der Wirkung der Körperschwere des aufrechten Individuums; bei der Innenansicht bietet sich gerade das umgekehrte Bild dar; das Sustentaculum tali bietet einen Hebe- und Stützpfeiler des Talus. Auf der Außenseite bietet das Fersenbein die Konkavität, auf der Innenseite die Konvexität dar (s. Fig. 18 und 19).

Wir wollen nun das

einer näheren Besprechung unterziehen. Beim Neugeborenen ist es gewöhnlich relativ nicht so mächtig wie beim Erwachsenen. Betrachtet man das Fersenbein des Neugeborenen wie mancher Primaten (Hylobates concolor, Cynocephalus Babuin, Cynocephalus anubis ♂, Semnopithecus) von unten, so fällt bei ihnen die — im Vergleich zum Erwachsenen — relativ geringere Ausbildung des Sustentaculum tali auf; es reicht nicht so weit nach innen wie beim Erwachsenen. Am interessantesten ist nun die Richtung der Gelenkfläche; diese liegt bei den genannten Affen wie auch beim Gorilla tiefer als die große Gelenkfläche am Fersenbeinkörper. Beim wachsenden Menschen hingegen bekommt das Sustentaculum in Folge der differenten Wachsthumsintensität des Fersenbeinkörpers und -halses eine andere Lage und Richtung. Der Körper des Fersenbeins wächst stark in der Höhen- und Tiefenrichtung, das obere Ende des Sustentaculum wird parallel damit gehoben; der Hals des Fersenbeins bleibt hingegen in der Entwicklung zurück, daher sinkt auch das untere Ende des Sustentaculum. Dieses bekommt durch die besprochene Wachsthumsdifferenz des Körpers und Halses eine von oben und hinten nach unten und vorn absteigende Richtung. An vielen Fersenbeinen steigt die Facies sustentaculi nicht bloß aufs Niveau der Facies major calcanei (= Facies articularis lateralis calcanei), sondern sogar übers Niveau derselben. Durch dieses Höhenwachsthum des Sustentaculum wird der Talus auf der medialen Seite gehoben und gestützt; er wird zwischen dem Sustentaculum und der Tibia festgehalten.

Die Gewölbebildung am inneren Fußrand, die höhere Spannung des Gewölbes innen ist gleichfalls in Beziehung zu bringen mit dem Hochstand des Sustentaculum tali. Beim Fetus steht das Sustentaculum tiefer[1]; im Einklange damit steht der Talus auf der medialen Seite tiefer als auf der lateralen (der primitive Schiefstand der Rolle). Die Senkung des Proc. anterior und die Hebung des Sustentaculum tali hat die analoge Ursache wie die Senkung des äußeren und die Hebung des inneren Talustheiles: beides ist ein Produkt des aufrechten Ganges.

Bezüglich des Baues der Gelenkfläche selbst fand ich beim

[1] Beim Japaner findet Lucae das Sustentaculum tali niederer als beim Europäer.

Fetus und Neugeborenen häufig eine einheitliche Gelenkfläche auf dem Sustentaculum tali und auf dem Proc. anterior. Ich glaube, dass der primitive Zustand doch in einer einheitlichen Beschaffenheit der Gelenkfläche auf dem Sustentaculum und auf dem Processus anterior besteht. In Folge der mächtigeren Entfaltung des Sustentaculum tali, in Folge der differenten Wachsthumsintensität des Fersenbeinkörpers und -halses (s. oben) wird die Isolirung der beiden Abschnitte der Gelenkfläche bewirkt. Beim Neugeborenen finden sich alle möglichen Übergänge derselben bis zur vollständigen Sonderung vor. Die isolirten Gelenkflächen auf dem Sustentaculum und auf dem Proc. anterior sind jedoch beim Neugeborenen nicht so stark gegen einander geneigt wie beim Erwachsenen. Bei letzterem fand ich den kontinuirlichen Übergang der beiden Facetten nicht so häufig an wie beim Neugeborenen. In einem Falle (bei einem Neugeborenen) fand ich quer durchs Gelenk über die Scheide zwischen der Facies sustentaculi und der Facies am Proc. anterior ein ziemlich starkes Band verlaufen. Dieses intraartikuläre Band ging medial vom Lig. calcaneo naviculare plantare aus und inserirte lateral in der Kapsel des Caput tali; histologisch bestand es aus straffem Bindegewebe. Es geräth bei Adduktionsbewegungen des Talus in Spannung und hemmt seine extreme Adduktion; am Talus entspricht dem Verlaufe dieses Bandes der First, welcher die Gelenkflächen fürs Sustentaculum und für den Proc. anterior scheidet.

Besteht am Fersenbein des Erwachsenen die Sonderung der Gelenkflächen des Sustentaculum und des Proc. anterior, dann findet man oft zwischen beiden eine Querfurche = Sulcus interarticularis accessorius, der in den Sinus tarsi mündet und von oben her vom Caput tali gedeckt wird, so dass der Canalis tarsi accessorius entsteht. Das Sustentaculum erscheint dann im vorderen und äußeren Umkreise von einem Graben umgeben, vorn: vom Sulcus interarticularis accessorius, außen: vom Sulcus interarticularis posterior, welcher zwischen dem Sustentaculum und der großen Gelenkfläche am Corpus calcanei verläuft. — An der Unterseite ist das Sustentaculum tali von einer tiefen Rinne durchfurcht, in der die Sehne des Musc. flexor hallucis longus gleitet.

Das Sustentaculum tali des Gorilla (♂) springt weit nach innen vor; seine Gelenkfläche ist sehr umfangreich und ist mit der Gelenkfläche am Proc. anterior calcanei verschmolzen. Die Facies sustentaculi ist rückwärts eben so breit oder noch breiter als der hinterste Theil der Facies articularis lateralis calcanei; während sich

die letztere nach vorn verbreitert, verschmälert sich die erstere. Das Sustentaculum tali ragt aus der Kontinuität der medialen Calcaneusfläche stark hervor, am Körper weiter nach innen als am Halse (Proc. anterior), daher hat es die Richtung von oben innen nach unten außen. Rückwärts ist das Sustentaculum tali recht dick; dieser dickere Theil springt über den Rand der Gelenkfläche nach hinten vor. Die Gelenkfläche verschmälert sich allmählich nach vorn; sie bildet eine Pfanne zur Aufnahme des Caput tali. Die Konkavität der Facies sustentaculi hat eine bestimmte Beziehung zur Konvexität der Facies articularis lateralis; beide sind ungefähr in gleicher Richtung gekrümmt, das Sustentaculum tali nach oben konkav, die Facies articularis lateralis calcanei nach oben konvex; die Achsen der Gelenkflächen liegen annähernd parallel (s. pag. 75). Beide Gelenke haben ferner das Gemeinsame, dass der konvexe Gelenkkörper nach etwas kürzerem Radius gebaut ist als der konkave, in Folge dessen besteht nie ein vollständiger Kontakt der Gelenkflächen. Im unteren Sprunggelenke bildet der Talus innen den Kopf für die Pfanne des Sustentaculum, außen die Pfanne für den Gelenkkopf des Corpus calcanei. So greifen also die beiden Knochen in wunderbarem Mechanismus in einander. Es kreuzt sich also die Lage der konvexen Gelenkflächen (Facies articularis lateralis calcanei — Facies tali pro Sustentaculo) mit jener der konkaven (Cavitas glenoidalis — Sustentaculum tali). Die Einrichtung des Gelenkbaues am Sustentaculum tali ist wie geschaffen für eine größere Exkursionsfähigkeit, besonders der Pro- und Supination. Man kann beim Gorilla gleichfalls das Sprunggelenk in drei Abtheilungen zerlegen:

1) ein oberes Sprunggelenk = Articulatio talocruralis,
2) - vorderes - = - talonavicularis,
3) - unteres - = - talocalcanea.

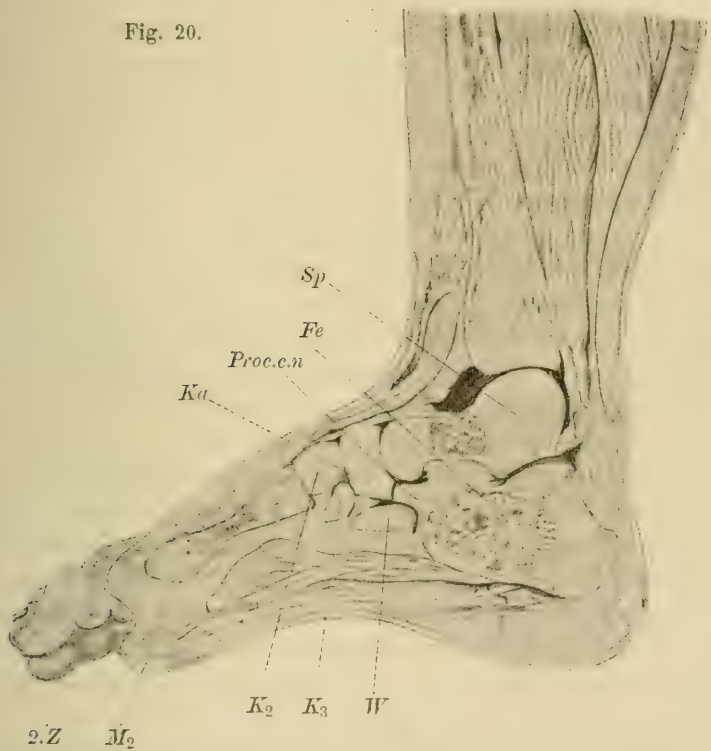
Das letztere zerfällt wieder deutlich in zwei Unterabtheilungen:

a) Eine mediale Abtheilung (Gelenk zwischen Caput tali und Sustentaculum tali, b) eine laterale Abtheilung zwischen der Cavitas glenoidea und der Facies articularis lateralis calcanei. Beide Abtheilungen sind beim Menschen ganz anders konstruirt als beim Gorilla, besonders aber unterscheidet sich die mediale Abtheilung des letzteren durch ihre mächtige Ausdehnung, die Stärke der Krümmung, die innige Beziehung zum Gelenkmechanismus der lateralen Abtheilung von jener beim Menschen.

Bevor ich in der Besprechung der Gestalt des Calcaneus weiter-

fahre, will ich eines Präparates erwähnen, das für die Auffassung der Lage und der Bauverhältnisse der Fußknochen von großer Bedeutung ist. Es stellt einen Sagittalschnitt durch den Fuß und Unterschenkel geführt dar. Dieser Schnitt wurde an einem völlig normalen Fuße eines Neugeborenen in rein sagittaler Richtung durch den zweiten Interdigitalraum und den Stützpunkt der Ferse geführt und in dieser Richtung durch den Unterschenkel verlängert. Am

Fig. 20.



Sp Sprungbein, *Fe* Fersenbein, *Ka* Kahnbein, *W* Würfelbein, *Proc.c.n* Proc. calcaneo navicularis, K_2, K_3 2. und 3. Keilbein, M_2, *2.Z* Os metatarsale II und zweite Zehe.

medialen (getreu nach der Natur gezeichneten Segment) befinden sich somit die ersten zwei Zehen. An diesem Präparat sind ersichtlich:

1) Die Bildung des Taluskörpers, die große Ausdehnung der Rolle in sagittaler Richtung, die ungefähr die Hälfte eines Kreises beträgt (im Gegensatz zum Erwachsenen, bei dem sie etwas mehr als $^1/_4$ eines Kreisumfanges [100°] ausmacht. Die größere Ausdeh-

nung entspricht dem größeren Spielraum der Bewegung im Talocruralgelenk, besonders der hohen Dorsalflexion; darin liegt ein Hinweis auf das Verhalten dieses Gelenkes bei Primaten, z. B. bei Cynocephalus Babuin, Cynocephalus anubis etc. (vgl. pag. 16 ff).

2) Die Länge des nach unten und innen ablenkenden Collum tali. Dasselbe ist hier auffallend lang. Den gleichen Zustand konnten wir auch bei Cynocephalus nachweisen. In Folge dieser großen Ausdehnung des Collum tali werden das obere vom vorderen Sprunggelenk weiter isolirt, als dies beim kurzen Sprungbeinhals des Erwachsenen möglich ist; außerdem wird selbstredend die Bewegungsexkursion des Taluskopfes bei Bewegungen im Talocruralgelenk bei gleichem Aufwand von Muskelkraft um so ausgiebiger, je weiter er von dem genannten Gelenk entfernt ist. Die Ablenkung des Halses nach unten ist verantwortlich zu machen für die leichte Plantarflexionsstellung des Fußes[1].

3) Die Ausbildung des Taluskopfes, dessen vordere Fläche ans Kahnbein stößt, während die untere auf dem Proc. anterior calcanei liegt. Das Schiffbein und der Proc. anterior bilden die Pfanne, in welcher der Taluskopf rotirt. — Fernerhin sind die Knochenkerne im Collum tali und im Calcaneus zu beachten; im Fersenbein reichen sie knapp bis zur Oberfläche des Proc. anterior.

4) Die Höhe und die Länge des Proc. anterior calcanei gegenüber diesen Dimensionen des Fersenbeinkörpers; dieser Befund ist gegenüber dem Erwachsenen besonders schlagend, er giebt Zeugnis von der intensiven Supinationsstellung des Fußes. Bei Cynocephalus, Semnopithecus etc. (vgl. Tabelle pag. 62 und 65) haben wir ein ähnliches Verhältnis der Proportionen gefunden.

5) Die Gelenkverbindung des Proc. anterior mit dem Kahnbein. Das Os naviculare artikulirt mit sämmtlichen sechs Tarsalknochen. Wir müssen bei dieser Verbindung näher verweilen, weil wir sie noch nicht besprochen haben. An Stelle dieses Gelenkes befindet sich beim Erwachsenen neben den Bändern auf dem Fußrücken und der Sohlenfläche eine interstitielle Bandverbindung: das Ligamentum calcaneo naviculare interosseum. Es zieht vom Proc. anterior calcanei an der Grenze zwischen den Gelenkfacetten für den Taluskopf und das Würfelbein zum Kahnbein, an welchem es sich am Außenrande der Pfannenfläche anheftet. Es bildet die starke

[1] Auch bei Säugethieren, z. B. Canis familiaris, lenkt der Talushals stark medialwärts ab.

laterale Ergänzung der Pfanne für den Taluskopf. Dieses kräftige Band wurde von den Chirurgen als Schlüssel des Chopart'schen Gelenkes bezeichnet, weil erst nach der Trennung desselben das Chopart'sche Gelenk vollständig bloßgelegt werden kann. Die Insertion dieses Bandes erstreckt sich mitunter auch auf die Innenecke der Dorsalfläche des Proc. anterior, so dass die Ansatzfläche des Bandes geradezu umsäumt wird von der überknorpelten Facette für den Taluskopf. Beim Neugeborenen springt der mediale Theil des Proc. anterior calcanei stärker gegen das Kahnbein vor, es kommt öfters zur Gelenkbildung zwischen beiden Knochen. Am Sagittalschnitt erscheint dieser vorspringende Theil des Proc. anterior als ein förmlicher Fortsatz (s. Fig. 20). Man kann ihn entsprechend dem an seine Stelle beim Erwachsenen tretenden Lig. calcaneo naviculare interosseum als Processus calcaneo navicularis ansprechen. Auf seiner Oberseite trägt dieser Fortsatz den Taluskopf, nach unten überdacht er einen Theil des Würfelbeins und vorn artikulirt er mit dem Kahnbein. Das letztere steht entsprechend der Supinationsstellung des Fußes nicht so sehr neben, als über dem Würfelbein; beim Erwachsenen ist es bereits mehr herabgerückt. Ein Schnitt in dieser Richtung durch den Fuß geführt, könnte beim Erwachsenen unmöglich so viel treffen; wegen der Supinationsstellung des Fußes beim Neugeborenen bekommen wir auf den in der oben besprochenen Richtung geführten Schnitt noch das zweite und einen Theil des dritten Keilbeins zu sehen, ferner das Würfelbein und den zweiten Mittelfußknochen mit seiner Zehe. — An Stelle dieses knorpelig angelegten Fortsatzes des Proc. anterior calcanei befindet sich beim Erwachsenen das derbe, feste Lig. calcaneo naviculare interosseum, welches das Kahnbein fast unbeweglich ans Fersenbein fixirt. Auch beim Erwachsenen findet sich dieses Vorragen der obersten Partie des Proc. anterior calcanei. — Die gelenkige Verbindung des Kahnbeins mit dem Calcaneus ist von nicht geringem Vortheile für die Mannigfaltigkeit der Bewegungen. Der Proc. calcaneo navicularis gestattet eine freiere Beweglichkeit des Naviculare am Calcaneus, als dies das strafffaserige Ligament ermöglichen würde; er ergänzt ferner die Pfanne für das Caput tali nach unten. Bei der Pronation des Vorderfußes entfernt sich das Kahnbein von diesem Processus navicularis calcanei, bei der Supination hingegen berührt es ihn und kann mit ihm artikuliren. Beim Erwachsenen gelenkt nun in Folge der steten Pronationsstellung des vorderen Fußabschnittes dieser Fortsatz in der Regel nicht mehr mit dem Kahnbein, er steht entfernt

von ihm und die Verbindung zwischen beiden ist nur ligamentös. Über die Entstehung dieses Lig. calcaneo naviculare interosseum kann ich nichts Bestimmtes sagen; es wäre möglich, dass sich von der Dorsalseite her Bandmassen hineinsenken und schließlich zur Bildung des Chopart'schen Schlüssels führen. Bei Embryonen konnte ich öfters die gelenkige Verbindung des Kahn- und Fersenbeins nachweisen; in vielen Fällen traf ich aber schon bei diesen eine syndesmotische Verbindung der beiden Knochen; das Gleiche gilt auch für den Neugeborenen. Im Allgemeinen ragt in früheren Entwicklungsstadien der vordere Oberrand des Proc. anterior calcanei weiter nach vorn als beim Erwachsenen.

Im Übrigen kommen in der Verbindung der beiden Knochen zahlreiche individuelle Schwankungen vor; so fand ich bei einem Neugeborenen ♂ das Fersenbein mit dem Kahnbein verwachsen (Wiener anatomisches Museum, Nr. 356); mitunter bestand noch beim Erwachsenen die gelenkige Verbindung zwischen den beiden Knochen (anatomische Museen in Wien, Graz, zoologisches Museum in Czernowitz etc.); die Coalescenz des Calcaneus und des Os naviculare ist keine seltene Variation. Einmal fand ich die Verbindung der beiden Knochen völlig synostosirt. —

Bei einem Eingeborenen der Philippinen (Breslauer anatomisches Museum) fand ich den Proc. anterior calcanei auffallend schmal; die Gelenkfläche des Sustentaculum tali ging über in die äußerst schmale des Proc. anterior calcanei, und zwar in ähnlicher Weise wie ein Flaschenbauch in den Flaschenhals. Das Würfelbein entsandte medialwärts und nach oben einen Fortsatz, welcher sich an die Innenseite des Proc. anterior anlegte und auf seiner oberen Fläche eine Gelenkfacette zur Artikulation mit dem Caput tali trug. Das Würfelbein ergänzte auf diese Weise die Pfanne für den Sprungbeinkopf[1].

Schließlich komme ich zur Besprechung der Vorderfläche des Proc. anterior calcanei.

Die Articulatio calcaneo cuboidea wurde gleichfalls von verschiedenen Autoren verschieden beschrieben und aufgefasst. H. von Meyer hat dieselbe ursprünglich als ein Drehgelenk mit einer sagittalen Achse angesehen, die ungefähr in horizontaler Richtung durch die hintere Spitze des Würfelbeins geht (mittleres Fußgelenk). Später

[1] Auch bei vielen Wirbelthieren (Artiodactylen, Perissodactylen) gelenkt das distale Talusende lateralwärts mit dem Cuboid.

hat er diese Auffassung theilweise modificirt, indem er für die häufigeren Fälle Henke zustimmte, welcher eine gemeinsame Achse für die drei Gelenke zwischen Sprung- und Kahnbein, zwischen Sprung- und Fersenbein wie zwischen Fersen- und Würfelbein annahm. Es ist das die bereits erwähnte, schief von hinten und unten nach vorn und oben gerichtete »schiefe Astragalusachse«.

An der Facies cuboidea calcanei fällt vor Allem eine deutliche Konkavität auf; von außen und oben nach innen und unten (annähernd die Längsrichtung des Ovals der Facies navicularis des Taluskopfes) verläuft eine deutliche Rinne, die vorzüglich durch das Überhängen des oberen Theiles des Proc. anterior gebildet wird, während der untere in der Entwicklung zurückbleibt. Der obere und äußere Halstheil zeigen eine höhere Wachsthumstendenz als der untere und innere Theil. Bei der Ansicht von oben und außen sieht man daher nichts von der Gelenkfläche, sie sieht nach unten und innen; der mediale Halstheil ist kürzer als der laterale, der plantare Halstheil ist kürzer als der dorsale. Die Entwicklung des Proc. anterior calcanei in die Länge soll nach Hüter gehemmt werden durch den Druck, den der abducirte Vorderfuß auf denselben ausübt; das Würfelbein wird gegen den Proc. anterior gedrängt und hindert die Längenentfaltung. Die proximale Fläche am Würfelbein ist sattelförmig, in senkrechter Richtung konvex, in horizontaler konkav; diese Konkavität verstärkt sich nach innen zu; sie bildet in diesem Theile die Pfanne für die konvexe obere und mediale Partie der Facies cuboidea calcanei. Doch ist die Krümmung der Gelenkfläche sehr variabel; es ist das zurückzuführen auf die verschiedene Gangart der einzelnen Individuen; die Schuhtortur, der fast jeder europäische Fuß ausgesetzt ist, hat sicherlich einen Einfluss auf die Umbildung der Gelenkfläche. An der Facies cuboidea calcanei konnte ich in einigen Fällen nebst der senkrechten Konkavität noch eine horizontale unterscheiden, die letztere ist immer schwächer; sie wird verdeutlicht, indem man nach dem oben angegebenen Verfahren einen Objektträger mit der Kante senkrecht auf die Gelenkfläche setzt; es bleibt zwischen beiden ein Raum übrig, die Gelenkfläche erweist sich als konkav. Diese Konkavität ist nur in der oberen Hälfte der Facies ausgesprochen. — Die Bewegung im Calcaneocuboidgelenke ist wesentlich Gleitbewegung. Das Würfelbein gleitet entweder nach innen und unten, wobei die äußere Partie der Facies cuboidea calcanei frei wird, während das Tuberculum ossis cuboidei nach innen rutscht = Adduktion des

Würfelbeins; oder das Würfelbein gleitet nach oben und außen = Abduktion desselben. Außerdem ist mitunter noch eine minimale Bewegung des Würfelbeins nach oben und unten möglich, und dies fast nur bei der Adduktion desselben. Eigentliche Drehbewegungen im Sinne H. von Meyer's (s. oben) konnte ich nur in einem Falle konstatiren. — Jede Bewegung des Fersenbeins macht sich natürlich gleichzeitig in der Articulatio talo calcanea wie in der Articulatio calcaneo-cuboidea geltend; da jedoch das Fersenbein mit dem Kahnbein straffbändrig koalirt ist, so erfolgt bei jeder halbwegs intensiven Bewegung auch eine Betheiligung der Articulatio talonavicularis. Eine isolirte Bewegung in einem der genannten Gelenke ist nur in einem geringen Ausmaße ermöglicht.

Die ursprüngliche Form der Facies cuboidea calcanei ist sattelförmig. Am supinirten, normalen Fuß des Neugeborenen besteht in der Regel eine deutliche Sattelform der Gelenkfläche. Die Konkavität verläuft von oben innen nach unten außen, innen ist sie ausgesprochener als außen. Die Konvexität verläuft senkrecht dazu, fast horizontal, mit einer schwachen Neigung von oben außen nach unten innen; somit ungefähr parallel der Längsrichtung des Ovals der Facies navicularis des Sprungbeinkopfes. Der Umriss der Gelenkfläche ist annähernd vierseitig mit abgerundeten Ecken. Beim Erwachsenen liegt nun das genannte Oval des Taluskopfes nicht mehr so horizontal wie beim Neugeborenen, sondern es ist pronatorisch nach unten und innen gedreht; aus dem liegenden Oval wurde ein halbstehendes; dessen Längsachse verläuft nun von oben außen nach unten innen viel intensiver geneigt als dies beim Neonat der Fall war. Annähernd parallel dieser Richtung zieht nun die Konvexität der Facies cuboidea calcanei von oben außen nach unten innen. Die stärkste Konkavität fällt in den medialen Theil der Gelenkfläche (entsprechend dem zapfenförmig vorspringenden medialen Theil des Würfelbeins und dem starken Vorragen des oberen Randes des Proc. anterior calcanei). In ausgesprochenen Fällen beim Neugeborenen wird es ganz deutlich wie die Konvexität der Facies cuboidea calcanei parallel läuft mit der Längsrichtung des Ovals des Taluskopfes, während die Konkavität der ersteren diese Richtung kreuzt. In diesen Fällen bekommt man am Sagittalschnitt durch den Taluskopf eine konvexe Umrandung, durch den Proc. anterior calcanei eine konkave; am Horizontalschnitt bekommt man als vordere Umrandung des Taluskopfes gleichfalls eine konvexe Linie, des Proc. anterior calcanei eine schwächer konvexe Linie.

Am Würfelbein bietet die entsprechende Fläche das Negativ des besprochenen Verhaltens. — In der ursprünglichen Supinationsstellung des Fußes steht das Kahnbein medial und oberhalb des Würfelbeins, oft artikuliren beide mit einander, das Cuboid kann am Naviculare auf und ab geschoben werden; das letztere trägt in diesem Falle vier Gelenkfacetten auf der Vorderfläche; zu bemerken ist ferner, dass das Kahnbein außen viel schmäler ist als innen, mitunter ist es innen doppelt so dick als außen; die Gelenkverbindung des Os cuboides mit dem Os naviculare, wie die Schmalheit des letzteren auf der Außenseite findet sich auch bei Cynocephalus anubis ♂. In der Articulatio calcaneo cuboidea findet gleichfalls im Laufe der Entwicklung eine Pronationsstellung statt, wenn dieselbe auch, der Natur der Verhältnisse entsprechend, nicht so ausgesprochen ist wie die des Os naviculare und damit des medialen Fußtheiles. Im Talotarsalgelenke erfolgt in der postfetalen Entwicklung eine Pronationsstellung; mit der Pronation des Calcaneus erfolgt natürlich gleichzeitig eine Pronation in dem Calcaneocuboidgelenke. In der pronatorischen Endstellung steht das Schiffbein nicht mehr so sehr oberhalb als neben dem Würfelbein. Bei jeder intensiveren Bewegung des letzteren geht auch das Kahnbein und mit ihm der ganze amphiarthrotisch verbundene Vorderfuß mit. Bei jeder Bewegung des Würfelbeins am Fersenbein nach abwärts innen erfolgt eine Supination des Fußes, bei der Bewegung nach außen oben das Gegentheil, eine Pronation. Bei diesen Bewegungen beschreibt das Kahnbein natürlich einen größeren Umfang als das Cuboid, weil ersteres von letzterem als Ausgangspunkt der Bewegung weiter entfernt ist und daher bei gleichem Drehungswinkel einen größeren Weg zurücklegt. — Beim Neugeborenen steht somit das Calcaneocuboidgelenk in Supination, beim Erwachsenen in Pronation. Beim Neugeborenen ist der äußere Fußrand viel tiefer als der innere; es wird zuerst auf demselben aufgetreten; beim Erwachsenen steht nach H. von Meyer an einem normalen Fuße die Tuberositas ossis metatarsi V 1—2 cm über dem Boden.

Bei Cynocephalus anubis ♂ bildet die Vorderfläche des Proc. anterior calcanei die Pfanne für das Würfelbein; sie hat die Form eines halben flachen Hohlkegels mit dem Centrum innen. Der Knorpelüberzug reicht jedoch nicht bis zur Spitze des Kegels, die beim supinirten Fuße des Cynocephalus medial zu liegen kommt. Die Achse verläuft sagittal und horizontal durch die Spitze des Kegels. Entsprechend dieser Gelenkfläche ist auch die Rückfläche des Würfel-

beins gebaut. Die Bewegungen in dem Calcaneocuboidgelenke sind die Pronation und Supination. — Bei Mycetes seniculus ist die Gelenkfläche ähnlich gebaut; die vordere Fläche des Proc. anterior bildet die Hälfte eines flachen Hohlkegels, in der das Würfelbein mit einer kongruenten Fläche gelenkt. Das Würfelbein bildet den Kopf, der in der Pfanne des Calcaneus artikulirt, während das neben ihm gelagerte Naviculare die Pfanne bildet, in der der Taluskopf gelenkt.

Beim Gorilla ♂ ist diese Form nur angedeutet vorhanden; der Umriss der Gelenkfläche ist mehr vierseitig; am Würfelbein ist die Peroneusfurche excessiv ausgebildet; sie ist eine förmliche Halbröhre mit scharfen, hohen Begrenzungsrändern; auf der Außenfläche des Fersenbeins ist diese Furche beim Gorilla ♂ intensiver ausgebildet als beim Menschen; dieselbe begrenzt eine rauhe, höckerige Auftreibung, die kräftiger entwickelt ist als der beim Menschen an dieser Stelle sich vorfindende Proc. trochlearis. Das Würfelbein des Gorilla verschmälert sich intensiv nach außen; beim Gorilla ♂ war der Innenrand des Cuboids 26 mm lang, während der Außenrand nur 6,5 mm betrug; bei einem Erwachsenen betrugen diese Maße 31 mm bezw. 19 mm. Das Würfelbein verschmälert sich somit nach außen beim Gorilla ♂ auf $^1/_4$, beim Erwachsenen auf $^6/_{10}$ der Innenlänge. Das Os cuboideum wird umschlossen vom Os metatarsale IV et V und vom Calcaneus; beim Gorilla ♂ sind nun die Basis und die Tuberositas ossis metatarsale V sehr kräftig entwickelt und biegen die laterale, vordere Facette des Würfelbeins nach hinten derart ab, dass der Knochen stumpf keilförmig auf der Außenseite endigt. Auf der Rückfläche des Würfelbeins fällt neben der vierseitigen Gestalt sofort ein Höcker auf, der sich in der Mitte der unteren, breiteren Partie der Gelenkfläche befindet. Dieser Gelenkhöcker passt in eine entsprechende Gelenkgrube am unteren, inneren Theil der Facies cuboidea calcanei. Im unteren Theile der Gelenkflächen bildet das Würfelbein die Konvexität, im oberen Theil ändert sich das Verhältnis, indem das Würfelbein leicht konkav und die Vorderfläche des Proc. anterior leicht konvex wird. Bei der Ansicht von unten bezw. oben wird dieses Verhalten leicht ersichtlich. Die Vorderfläche des Calcaneuskörpers (Facies articularis lateralis) und die Vorderfläche des Proc. anterior liegen nicht in einer und derselben Richtung hinter einander wie beim Menschen, sondern sie sind aus einander geschoben, die erstere nach außen, die letztere nach innen in Folge der medialen Ablenkung des Proc. anterior calcanei. — Die Hauptbewegung im Calcaneocuboidgelenke ist die Supination

und Pronation. Das Würfelbein vollführt da ähnliche Bewegungen wie beim Menschen.

Bei einem Eingeborenen der Philippinen finde ich die Facies cuboidea des Calcaneus von oben nach unten konkav, von außen nach innen konvex. Die Konkavität nahm nach innen zu (Breslauer anatomisches Museum).

Während in der embryonalen Entwicklung das Sprungbein im Talocruralgelenk in Pronation steht (der Außenrand steht höher als der Innenrand), erfolgt späterhin eine Umlagerung im Sinne der Supination: der Außenrand wird gesenkt, der Innenrand gehoben.

Im Talotarsalgelenk finden wir als ursprüngliche Stellung die Supination, die im weiteren Verlaufe der Entwicklung in die Pronation überführt wird. Die ursprüngliche Stellung ist affenähnlich.

Die Struktur des Sprungbeins und Fersenbeins.

Am Medianschnitte durch den kalcinirten Talus sind zwei Lamellensysteme zu sehen; das eine erfüllt den Körper und verläuft lothrecht; das andere erfüllt den Hals und verläuft gerade senkrecht zum ersteren, nämlich quer ausstrahlend zur Gelenkfläche des Kopfes

Fig. 21.

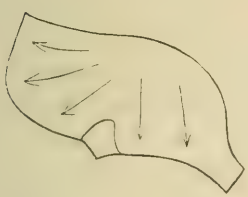
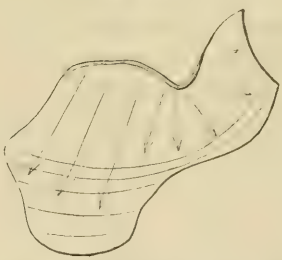


Fig. 22.



(Fig. 21). Die Anordnung der Lamellen steht in Einklang mit der Funktion des Talus. Beim aufrechten Stand wird die Leibeslast unmittelbar auf den Taluskörper übertragen; gerade in der Richtung des stärksten Belastungsdruckes sind auch die lamellären Hauptzüge angeordnet. Im Collum tali verläuft die Lamellenschar annähernd horizontal. Während des Zehenganges (s. Fig. 30 Großzehengang) steht jedoch der Talus steil aufgerichtet da; der Zehentheil wird nämlich flach auf den Boden aufgesetzt, der Fuß befindet sich im Talocruralgelenk in Streckstellung; die Körperlast wirkt nun gerade in der

Längsrichtung des Talus, und entsprechend dieser nun veränderten Einwirkung des Hauptdruckes sind auch die Hauptzüge der Lamellen im Collum tali angeordnet. Der Großzehengang bildet eine regelmäßige Phase während des gewöhnlichen Gehaktes. Am Frontalschnitte durch das Collum tali fällt deutlich die Schmalheit des Außentheiles auf; die Lamellenzüge strahlen fast büschelförmig gegen den mächtigeren medialen Theil aus. Auf den letzteren übt von unten her das Sustentaculum tali den Gegendruck vom Boden aus.

Am Medianschnitte durch den kalcinirten Calcaneus (Fig. 22) ist besonders in der Umgebung der Gelenkflächen eine kompakte Rindenzone. Auch diese Stelle des Fersenbeins, in die der kantige Theil des Taluskörpers (Proc. fibularis) bei der Pronationsbewegung stößt, ist von kompakter Knochensubstanz umgeben; die harte Rindensubstanz ist gerade an dieser, einer großen Belastung ausgesetzten Stelle sehr deutlich; dies ist schon äußerlich leicht zu erkennen. Unter dem Angulus calcanei (Winkel zwischen dem Corpus und Proc. anterior calcanei) ist die Spongiosa sehr locker gefügt, obzwar der Ossifikationskern beim Neugeborenen bis knapp unter die Oberfläche des Knochens reicht. Gegen das Würfelbein wie auch nach unten und rückwärts strahlen lamellöse Züge aus. Unter der Facies articularis lateralis ist die Spongiosa sehr dicht gefügt, die Hauptlamellenzüge verlaufen von der Gelenkfläche aus nach rückwärts und unten zum Tuber calcanei; es besteht somit ein inniger Zusammenhang zwischen der Anordnung der Lamellen und der Hauptwirkung der Belastung. Zahlreiche quere Seitenbälkchen binden die Lamellen an einander. Im unteren Theile des Fersenbeins ziehen parallel der Unterfläche sehr deutliche, bogenförmige Lamellenzüge, bogenförmig von hinten nach vorn, rückwärts mächtiger (s. Fig. 22). Die Richtung dieser Lamellen entspricht gerade der Zugrichtung der Achillessehne. — Gegen den Stützpunkt der Hacke verdichtet sich wieder die Spongiosa. Am Calcaneus lassen sich deutlich die Gesetze des Knochenwachsthums studiren; C. Hüter hatte angenommen, dass Drucksteigerung verbunden sei mit einer verminderten Wachsthumstendenz des Knochens, Druckentlastung dagegen die Wachsthumstendenz steigere. Dies trifft für das Fersenbein gar nicht zu; es wäre schon an und für sich befremdend, wenn der verminderte Druck, die verminderte Inanspruchnahme eines Knochentheiles geradezu begünstigend auf sein Wachsthum einwirken sollte. Funktionelle Unthätigkeit wirkt nirgends wachsthumsanregend; es besteht zwischen dem Knochengewebe und den anderen Geweben,

z. B. Knorpel- oder Muskelgewebe, eine gewisse Analogie in Bezug auf das Wachsthum. Die Steigerung der Leistungen regt bis zu einem gewissen Grade das Wachsthum an, ihr Ausfall hingegen vermindert dasselbe (vgl. die Inaktivitätsatrophie von Knorpelsubstanz an der Talusrolle, pag. 19). Für den Calcaneus gilt das Gesetz, dass der vermehrte Druck wie der vermehrte Zug durch den »trophischen Reiz der Funktion« eine vermehrte Anbildung von Knochensubstanz zur Folge hat, während die Druckentlastung zum Schwunde der statisch überflüssig gewordenen Knochensubstanz führt (J. Wolff). Am Fersenbein sehen wir in der That in der Richtung der maximalen Druckwirkung und Zugspannung das intensivste Wachsthum erfolgen.

Beim Neugeborenen ist der Körper des Fersenbeins nur 1,2mal so lang als der Proc. anterior und nur 1,5mal so hoch als dieser (ein Verhalten, das wir auch an mehreren Primaten vorfanden, vgl. pag. 62, 65); beim Erwachsenen hingegen ist der Körper des Fersenbeins mehr als doppelt so lang und ungefähr doppelt so hoch als der Proc. anterior. Der Calcaneuskörper des Erwachsenen ist im Durchschnitt 4,27mal so lang und 3,15mal so hoch als jener des Neugeborenen; der Proc. anterior calcanei ist hingegen bloß 2,18mal so lang und 2,37mal so hoch als jener des Neugeborenen. Der Körper wächst somit fast doppelt so intensiv in die Länge und fast $1^1/_2$mal so intensiv in die Höhe als der Proc. anterior. Würde am Fersenbein des Erwachsenen das gleiche Verhältnis der Dimensionen herrschen wie beim Neugeborenen, so müsste bei einer Länge des Proc. anterior von 24 mm die Länge des Körpers nicht 55,5 mm (thatsächliche absolute Mittelwerthe), sondern 28,3 mm betragen (somit um 27,2 mm weniger); bei einer Höhe des Proc. ant. von 21,3 mm (thatsächlicher absoluter Mittelwerth) müsste die Körperhöhe des Calcaneus nicht 42,5 mm (s. pag. 65) betragen, sondern 32 mm (um 10,5 mm weniger). Wir sehen somit ein Überwachsthum des Calcaneuskörpers in der Höhen- und Längendimension erfolgen; das sind aber gerade die Richtungen des maximalen Druckes bezw. Zuges. Es besteht eine gewisse Übereinstimmung zwischen dem Höhenwachsthum des Corpus calcanei und der Tibia; beide wachsen in der Richtung der stärksten Belastung am intensivsten (die Tibia des Neugeborenen ist bloß 1,19, jene des Erwachsenen 1,61mal so lang als der Fuß); das Wachsthum des Corpus calcanei in die Länge steht in Übereinstimmung mit dem Zuge der an der Hacke inserirenden Wadenmuskulatur; diese ist beim Menschen wegen der Aus-

übung des aufrechten Ganges sehr mächtig entwickelt, und im Zusammenhang damit steht auch die kräftige Ferse des Menschen (Gorilla, der des aufrechten Ganges fähig ist, hat die menschenähnlichste Ferse unter den Primaten). Wir sehen somit das Wachsthum des Calcaneus angepasst den mechanischen Anforderungen des stärksten Druckes und Zuges. Die vorhergehenden Darlegungen gelten nur für das normale Knochenwachsthum; bei Schwächezuständen des Knochens wird natürlich jener Druck, der einen normalen Knochen im Wachsthum anregt, wachsthumshemmend wirken; so erklären sich die verschiedenen Wachsthumsdeformitäten, z. B. Skoliose der Wirbel u. dgl. als Folge der primären Schwächezustände der Knochen selbst, denn die gleiche Belastung bewirkt bei gesundem Knochengewebe keine Wachsthumshemmung. — Es liegt außerhalb der Grenzen dieser Arbeit, auf die so äußerst interessante Frage des Knochenwachsthums und der Knochenstruktur näher einzugehen. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung der Knochenstruktur, der Knochenformen und der Knochenfunktionen würde sicherlich die Beziehungen zwischen ihnen klar aufdecken.

Die Supinationsstellung des Fußes beim Fetus und Neugeborenen.

Nach den Untersuchungen von Bessel Hagen soll die »Supinationsstellung des Fußes nichts Anderes als das Zeichen eines ganz vorübergehenden, zum Theil zufälligen, rein durch äußere Verhältnisse bedingten Zustandes während der letzten Schwangerschaftsmonate sein. Sie hat ihre Ursache in dem Raummangel, welcher mit der relativen Abnahme der Fruchtwassermenge für den Fetus verbunden ist; sie kommt desshalb auch regellos nicht immer, aber in der Norm jedenfalls erst dann zur Entwicklung, wenn die Entwicklung des Fußes in einer der späteren Funktion entsprechenden Form schon längst ihren Abschluss erreicht hatte. Es bestehen in Folge dessen auch nicht die geringsten Beziehungen zwischen dieser Supinationsstellung und dem primären oder idiopathischen Klumpfuß«. Gegen diese Anschauung des genannten Forschers lassen sich triftige Einwendungen erheben.

Über die Ätiologie des Klumpfußes sind bereits zahlreiche hervorragende Arbeiten veröffentlicht worden. Dieffenbach, Bardeleben. Volkmann, C. Hüter, Lücke, Eschricht u. v. A. haben die innige Beziehung, die zwischen der kongenitalen Klumpfußstellung

und der normalen physiologischen Supinationsstellung des Fußes beim Neugeborenen besteht, hervorgehoben. Von DIEFFENBACH rührt der Ausspruch: »Alle kleinen Kinder haben eine entschiedene Anlage zum Klumpfuß; sie stehen dem ersten Grade des Pes varus nahe oder haben ihn wirklich.« Er und mit ihm BARDELEBEN unterschieden fünf Grade des Pes varus. Der erste »physiologische« Grad charakterisirt sich durch den Höherstand des inneren Fußrandes; der äußere Fußrand berührt mit dem Sohlentheil den Boden, während der innere nur so weit emporgezogen ist, dass er den Boden eben nicht berührt. Die Sohlenflächen können in ihrer ganzen Ausdehnung bei abducirten und nach außen rotirten Oberschenkeln auf einander gelegt werden. Die Neigung zur Aufwärtswendung des medialen Fußrandes erlischt allmählich, besonders mit den ersten Gehversuchen. Aus dieser normalen Klumpfußstellung leiten sich nun die anderen Grade durch Steigerung ein. C. HÜTER betonte gleichfalls, dass eine bestimmte Grenze zwischen der Supinations- und Klumpfußstellung beim Neugeborenen nicht gezogen werden kann, dass die letztere der ersteren sehr nahe steht. VOLKMANN betrachtet ebenfalls den kongenitalen Pes varus als eine pathologische Steigerung der fetalen Gelenkstellung. Auch LÜCKE hat die Klumpfußstellung aus der Persistenz des fetalen Zustandes erklärt; diese physiologische Klumpfußstellung nimmt von dem Moment der Geburt an allmählich an Intensität ab; hat jedoch der Pes varus jenen physiologischen Grad überschritten, so persistirt er. ESCHRICHT verlegt die Klumpfußstellung in frühe Fetalstadien; die unteren Extremitäten sollen in ihrer Entwicklung eine Rotation erleiden; das Knie, welches in früheren Fetalperioden nach rückwärts sah, wird durch eine »schraubenförmige Richtung« im Wuchse des Oberschenkelknochens nach vorn gewendet. Bleibt diese Innenrotation des Schenkels aus, so resultirt daraus die Pes varus-Stellung. Auch der Neugeborene zeigt eine schwache Klumpfußbildung, welche sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung von selbst ausgleicht; für die Entstehung des Pes varus in frühen Fetalperioden spricht auch die sogenannte Sirenenmissbildung, immer verschmelzen nur die äußeren Fußränder, die Großzehen befinden sich an den freien Rändern[1]. — Man muss gerade kein Sklave von Autoritäten sein, wenn man gegenüber der Anschauung BESSEL

[1] Ich hatte Gelegenheit, mehrere Sirenenmissbildungen zu sehen (anatom. Museum in Breslau), bei denen gleichfalls nur die äußeren Fußränder verwachsen waren.

Hagen's ein gewisses Befremden nicht unterdrücken kann; sollten denn die citirten Autoren sich in gemeinsamem Irrthume befunden haben durch die Annahme der innigsten Beziehungen zwischen der fetalen Supinations- und der Pes varus-Stellung, sollten denn wirklich »auch nicht die geringsten Beziehungen« zwischen beiden bestehen? — Ich, für meinen Theil, werde nur auszuführen versuchen, dass Bessel Hagen's Behauptung keineswegs unanfechtbar ist. Betrachten wir dieselbe näher. »Die Supinationsstellung des Fußes ist nichts Anderes als das Zeichen eines ganz vorübergehenden, zum Theil zufälligen, rein durch äußere Verhältnisse bedingten Zustandes während der letzten Schwangerschaftsmonate.« Gegen die »Zufälligkeit« spricht schon die Häufigkeit des Vorkommens der Supinationsstellung des Fußes bei Feten und Neugeborenen. Es ist eine altbekannte Thatsache, dass fast jeder Neugeborene dieselbe besitzt. Bessel Hagen giebt selbst eine Statistik, wonach unter 66 Neugeborenen (31 ♂ und 35 ♀) 42mal die Supination (21 ♂ und 21 ♀), 26mal die Adduktion, 8mal die Pronation, 1mal die Abduktion sich vorfand (die Supination war 5mal zusammen mit der Adduktion). Kann nun eine Erscheinung, die wie die Supinationsstellung des Fußes in $^2/_3$ sämmtlicher Fälle auftritt, noch als zufällig gedeutet werden? Dieses Zusammentreffen ist im Gegentheile höchst auffällig. Die Ursache der Supinationsstellung soll eine rein äußerliche sein: Die Fruchtwassermenge nimmt ab, in Folge dessen entsteht ein Raummangel im Uterus, der consecutiv die Supinationsstellung bewirkt. — Ich bin weit davon entfernt, die Wirkung des Druckes bei Raumbeengung innerhalb des Uterus für die Entstehung von Fußmissbildungen nicht voll und ganz anzuerkennen, doch andererseits hat dieser intra-uterine Druck für die Entstehung der normalen, physiologischen Supinationsstellung, wie man sie fast regelmäßig an den Füßen der Neugeborenen findet, nach meinem Dafürhalten gewiss nicht jene Bedeutung, die ihm beigemessen wurde. Hippokrates und Ambroise Paré und nach ihnen viele Andere haben bereits als die Hauptursache der angeborenen Fußdeformitäten die intra-uterine Drucksteigerung angenommen; dies ist für viele Fälle auch zweifellos richtig, doch können die ersteren auch ohne die letztere sich ereignen. Cruveilhier konnte den Klumpfuß auch bei sehr beträchtlicher Menge von Amnionsflüssigkeit nachweisen. Allerdings, wenn man die Untersuchung nur auf Feten aus den letzten Schwangerschaftsmonaten beschränkt, so könnte man zur Ansicht gelangen, dass die Supinationsstellung des

Fußes ein Produkt der Raumbeengung sei, obzwar der Fuß eigentlich in dieser wie in jeder anderen Lage den gleichen Raum einnimmt und er der Uterinwand gerade so gut seine Planta wie sein Dorsum zukehren könnte. Allein die Thatsache, dass die Supinationsstellung des Fußes in früheren Entwicklungsphasen oft noch viel intensiver ist in Stadien, wo der ganze Embryo noch recht klein ist und nur einen kleinen Theil des Eiinhaltes ausmacht[1], wo die Fußlänge nur 5 bis 8 mm beträgt, weist deutlich auf die Existenz ganz anderer Einflüsse hin, und diese bestehen in der That. Der »intrauterine Druck« wirkt in diesen Stadien nicht direkt auf die Frucht, sondern durch die Eihüllen, er vertheilt sich somit; wenn er nun wirklich im Stande sein soll, den Fuß in die Supinationsstellung zu bringen, Skeletformen in ihrer Ausbildung zu beeinflussen, hätte er da nicht viel mehr Puncta minoris resistentiae, auf die er wirken könnte; warum genießt denn der Fuß und immer wieder der Fuß das Prärogativ, einen besonderen Angriffspunkt für die Druckwirkung abzugeben und — selbst wenn dies der Fall wäre — warum resultirt daraus fast immer die Supinationsstellung[2]? Letztere ist nun in der That die häufigste Stellung, in der sich die fetalen Füße befinden. Ich hatte Gelegenheit, zwölf anatomische Museen Österreichs, Deutschlands und der Schweiz zu besichtigen, und fand diese Supinationsstellung des Fußes an (durch keine äußerlichen Schädlichkeiten, z. B. durch Tiegeldruck etc. beeinflussten) Feten entschieden viel häufiger vor als jede andere Stellung; ich konnte die Supinationsstellung vom zweiten Monate an durch sämmtliche folgenden Entwicklungsstadien bis zum Neugeborenen nachweisen; sie erklärt sich durch die Entwicklung der Stellung des Fußes zum Unterschenkel. Wir können in derselben drei Perioden unterscheiden.

I. Stadium. Der Fuß liegt in der Achse des Unterschenkels, senkrecht auf die Körperachse und annähernd parallel der Richtung des Armes. Die Lage der Extremitäten entspricht jener der Quadrupeden. Denkt man sich den Embryo aufrecht, so steht der innere Fußrand senkrecht über dem äußeren, die Großzehe liegt kopfwärts; die Sohlenfläche steht parallel der Medianebene. Diese Lage ent-

[1] Das Ei füllt im 3. Lunarmonate noch nicht völlig das Cavum uteri aus; die Decidua vera und reflexa verkleben erst vom 5. Monate an.

[2] Bei einem extra-uterinen Embryo von circa 3 cm Scheitel-Steißlänge fand ich gleichfalls die Supinationsstellung des Fußes sehr deutlich ausgesprochen, ähnlich bei einem Extra-uterin-Fetus aus dem 3. Monate.

spricht einer extremen Pes varus-Stellung. Ich konnte sie nachweisen bis zur 6. Embryonalwoche, nun beginnt allmählich die Aufwärtsbewegung des Fußes gegen den Unterschenkel. Hiermit beginnt das

II. Stadium: die Ausbildung der Beugestellung des Fußes; mitunter findet man bei bereits ausgebildeter Winkelstellung des Fußes zum Unterschenkel die Sohlenflächen noch parallel der Medianebene gestellt und bei abducirten Schenkeln auf einander geschlagen. Beim Fetus aus dem 3. Mondmonate — welcher besonders der Ausbildung der Extremitäten gewidmet ist; die ersten Verknöcherungspunkte der Diaphysen des Femur und der Unterschenkelknochen erscheinen in der 8. Embryonalwoche bezw. Anfangs des 3. Monats — fand ich die Füße in Supination und Plantarflexion; sehr deutlich war die Supinationsstellung auch während der folgenden Monate ausgesprochen; mehrere Feten aus dem 4. Monate, die innerhalb der Eihäute schwebten, zeigten gleichfalls die Supinationsstellung des Fußes. Die Supinationsstellung des Fußes kann da unmöglich durch Raumbeengung entstanden sein, sondern sie ist die Folge eines physiologisch-normalen Entwicklungsprocesses. Mit der Zunahme der Beugestellung verliert sich die Supinationsstellung; gegen das Ende des Fetallebens nimmt in der Norm die Supinationsstellung an Intensität immer mehr ab, während der intra-uterine Druck gerade zunehmen sollte. Es besteht somit ein Widerspruch zwischen beiden. Die Supinationsstellung des Fußes beim Neugeborenen ist oft viel schwächer, als es in früheren Fetalperioden der Fall ist. Es sind nun zwei Fälle möglich:

1) Der Fuß wird in jener Supinationsstellung fixirt, die er in früheren Embryonalstadien besitzt; die weitere Entwicklung der Stellung bleibt aus, es ist, kurz gesagt, eine pathologische Fixation der primitiven Stellung, eine Hemmungsmissbildung im ureigentlichen Sinne. Dahin gehören jene Arten von Klumpfüßen Neugeborener, an denen weder äußerlich Druckeffekte sichtbar sind, noch an den Muskeln des Fußes sich irgend welche Veränderungen finden, noch ein Mangel von Amnionsflüssigkeit nachweisbar war. Die Ursache der Entstehung dieser primären Klumpfüße liegt in der Keimanlage selbst; dafür spricht die bereits mehrmals beobachtete Vererbung des Pes varus sowohl von väterlicher wie von mütterlicher Seite; diese Vererbung ist bereits an drei Generationen hinter einander beobachtet worden; für die in der Keimanlage selbst liegende Ursache dieses primären Pes varus spricht auch die Vergesellschaftung mit anderen Missbildungen. Nach Bessel-Hagen

sind in 10% der kongenitalen Klumpfüße auch andere Bildungsfehler vorhanden. Hasenscharten, Imperforatio ani, Spina bifida etc. sind bereits oft bei kongenitalem Klumpfuß angetroffen worden. Es geht ein Zug von Entwicklungsschwäche durch den ganzen fetalen Organismus, die an diesem oder jenem Organ zum besonderen Ausdrucke gelangt. Die Entwicklung wird auf einer gewissen Stufe der Ausbildung gehemmt, und an diesem Zustande wird im weiteren Verlaufe nichts mehr geändert oder die Entwicklung schreitet so langsam fort, dass sie am Ausgange des Fetallebens noch nicht jenen Grad von Ausbildung erreicht hat, den sie normaliter hätte erreichen sollen. Je früher nun die Entwicklungsstörung eintritt, desto hochgradiger ist die Abweichung von der normalen Form. — Im Gegensatze zu dieser Entstehungsart des Pes varus steht der andere Fall.

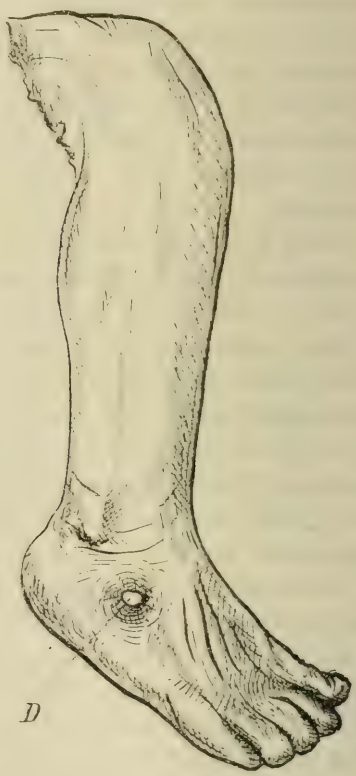
2) Der Fuß stellt sich immer mehr in die Beugestellung zum Unterschenkel und sein Wachsthum schreitet in normaler Weise fort; je mehr er nun in die Winkelstellung zum Unterschenkel rückt, desto mehr schwindet die Supinationsstellung. Nun ist es möglich, dass der Uterus nicht in dem Maße wächst wie der Fetus, dass eine Raumbeengung aus dieser Wachsthumsdifferenz resultirt, die durch Mangel an Fruchtwasser noch gesteigert wird. Die Füße liegen nun in Folge der Supinationsstellung mit der Dorsalfläche der Uteruswand an und werden nun in Folge der genannten mechanischen Kräfte immer mehr in die ursprüngliche, intensive Supinationsstellung zurückgeführt; schließlich resultirt auch hieraus die durch äußere mechanische Momente bedingte Klumpfußstellung. Hierin liegt auch ein deutlicher Fingerzeig auf die Ursachen der Häufigkeit des kongenitalen Pes varus gegenüber den anderen Fußdeformitäten. Der Klumpfuß macht circa 90% sämmtlicher angeborener Fußdeformitäten aus (Hagen). Die Bedingungen zur Entstehung des Klumpfußes sind die denkbar günstigsten, weil sich der Fuß des Fetus schon normaliter in einem gewissen Grade von Supination befindet und es nur einer Steigerung bedarf, um ihn in die Pes varus-Stellung zu überführen. Als Beleg für die genannten beiden Entstehungsmöglichkeiten mögen folgende zwei Fälle dienen, welche durch die beiden Zeichnungen illustrirt werden. Der erste (Fig. 23 *a*) betraf einen normalen Fetus von ungefähr 18 Wochen, dessen Fuß in extremer Supinationsstellung stand, der mediale Fußrand sah nach oben und stand über dem lateralen. Die Sohlenfläche ist parallel der Medianebene. Äußerlich war nichts Abnormes zu bemerken.

Diesen Pes varus würde ich in die Kategorie der »Klumpfüße aus inneren Ursachen« oder »primäre Klumpfüße« einreihen; die ursprüngliche Stellung des Fußes wurde pathologisch fixirt, die weitere Entwicklung wurde aufgehalten. Die Tibialänge betrug bei diesem Fetus 27 mm, die Fußlänge 21 mm. Der zweite Fall (bei einem Fetus von circa 27 Wochen) wäre in die Kategorie der »Klumpfüße aus äußeren Ursachen« oder der »sekundären Klumpfüße« einzureihen, welche durch äußere, mechanische Momente bedingt werden. Als Ausdruck derselben ist eine circumscripte Druckstelle (*D*) zu sehen, die sich in der Gegend jener Stelle befand, wo das Fersen-, Würfel-, Kahn- und Sprungbein am Fußrücken zusammenstoßen. Die Haut darüber war schwer verschieblich. Drückte man an dieser Impressionsstelle mit dem Finger in der Richtung von außen nach innen, so wurde die Klumpfußstellung noch intensiver.

Fig. 23 *a*.

etwas vergrössert.

Fig. 23 *b*.



nahezu in natürl. Grösse.

Außer dieser Druckschwiele war noch der äußere Fußrand schwach abgeplattet. Würde die Raumbeschränkung noch zunehmen, so würde aus der Druckschwiele wahrscheinlich eine Druckusur hervorgehen und die pathologische Pes varus-Stellung noch intensiver werden. Die Zeichnung stellt also einen Klumpfuß in der Entwicklung dar. Die Tibialänge des Objektes betrug 44,5 mm, die Fußlänge 38,5 mm bezüglich der Maßmethode s. II. Theil). Sonst war der Fuß ganz normal. Wenn sich aber die Druckwirkung nicht so sehr auf eine Stelle lokalisirt, sondern sich auf den ganzen Außentheil des Fußes erstreckt, dann wird natürlich der Druckeffekt in der Haut nicht so bedeutend sein; es kann ferner vorkommen, dass die Raumbeengung innerhalb des Uterus eine verschieden intensive ist während der einzelnen Entwicklungsphasen, dass zeitweise eine normale Fruchtwassermenge vorhanden ist, zeitweise eine subnormale.

Aus den vorhergehenden Darlegungen ersehen wir somit, dass die Supinationsstellung des Fußes beim Fetus den Boden abgiebt, auf dem sich die Klumpfußdeformität etablirt. In der Häufigkeit dieser Supinationsstellung beim Fetus liegt auch die Häufigkeit des kongenitalen Pes varus begründet; $^3/_4$ aller Klumpfüße sind angeboren, auf zehn angeborene Bildungsfehler kommt bereits ein Klumpfuß, fast 90% sämmtlicher angeborener Fußdeformitäten sind Klumpfüße, die Mehrzahl der Klumpfüße ist doppelseitig (57%) (Bessel Hagen)[1].

Zwischen der Supinationsstellung des Fußes und der Pes varus-Stellung bestehen somit die innigsten Beziehungen. Alle anderen

[1] In der Berliner Universitäts-Frauenklinik wurde am 4. März 1896 durch eine Laparotomie wegen linksseitiger **Extra-uterin-Schwangerschaft** ein noch lebender Fetus (♀, 6 Monate alt, 23 cm lang) exstirpirt, der einen hochgradigen Pes varus dexter aufwies. Die Beine des Fetus waren nämlich derart über einander geschlagen, dass die konkave rechte Planta die konvexe Außenseite des linken Kniees umfasste, während das linke Dorsum pedis sich dem rechten Knie außen anlegte. Die Unterschenkel trugen an der Kreuzungsstelle deutliche Druckmarken. Es kombinirten sich in unserem Falle vier entwicklungsstörende Momente: 1) Die fehlerhafte Lagerung der Füße, welche gegen den Fetus selbst angepresst waren. 2) Der Mangel an Fruchtwasser. 3) Die absolute Engigkeit des ad maximum bis zur Membrandünne ausgedehnten Frucht- bezw. Tubarsackes. 4) Die in Folge dessen gesteigerte Wirksamkeit des Druckes seitens der Nachbarorgane (des rechts angelagerten und stark vergrößerten Uterus, der Därme, besonders des Rectum; abdominaler Druck, Wirbelsäule). Dieser **extra-uterine** Druck wirkte nun in der Richtung von außen nach innen auf das rechte Dorsum und auf die linke Planta, d. h. resultirte rechts der hochgradige Pes varus, links ein Pes valgus. (Nachschrift während der Drucklegung.)

ätiologischen Momente, die für den Pes varus congenitus verantwortlich gemacht wurden, sind äußerst selten im Vergleich zu den genannten. Als solche seltene Ursachen werden genannt: periphere und centrale Läsionen des Nervensystems, Hydrocephalus, Spina bifida, Hemi- und Anencephalie, Tibiadefekte, Verwachsungen der Eihäute, Umschlingungen der Nabelstränge, myopathische, neuropathische und ligamentöse Kontrakturen etc.[1].

Lücke hat im Gegensatze zu Duchenne darauf hingewiesen, dass bei einseitigem Klumpfuß die Muskeln beider Seiten ganz gleich normal gefunden werden. Muskelkontrakturen stellen erst die Folgeerscheinung der primären Stellung der Gelenke zu einander dar; die Muskeln adaptiren sich der Gelenkstellung.

Die Supinationsstellung des Fußes ist somit keine zufällige, sondern eine ontogenetisch und — wie weiter unten ausgeführt werden wird — phylogenetisch begründete Erscheinung während des Fetallebens. Die Supinationsstellung beim Fetus beruht auf einer im Vergleich zum Erwachsenen wesentlich anderen Form der Knochen und ihrer Gelenkflächen. — Wenn die Entwicklung des Fußes normal verläuft, so findet man beim Neugeborenen jene Supinationsstellung des Fußes, die Dieffenbach als Pes varus ersten Grades bezeichnet hat (bereits pag. 93 beschrieben). Diese Supinationsstellung des Fußes würde kaum ein Erwachsener nachahmen können, denn sie beruht auf einer vom ausgebildeten Zustande sehr verschiedenen Form der Knochen und Gelenkflächen. Die anatomische Verschiedenheit hat natürlich auch eine physiologische zur Folge; aus der Knochenform können wir auf die Knochenfunktion schließen. Beim Neugeborenen steht der Fuß in der Norm in der Supination, beim Erwachsenen in der Pronation. Die Supinationsstellung erhält sich noch ziemlich lange; Säuglinge können mit den Fußsohlen noch klatschen, sie in ganzer Ausdehnung leicht auf einander legen. Allmählich leiten sich nun jene Veränderungen der Fußknochen ein, die charakteristisch sind für den Erwachsenen. Die Entwicklung bleibt nicht bei der Geburt stehen und verharrt in jenem Zustande, der beim Neugeborenen besteht, sondern es bilden sich bereits vor der Ausübung des aufrechten Ganges die für ihn nothwendigen Veränderungen der Fußknochen; der aufrechte Gang wirkt aber zweifellos fördernd und begünstigend auf diesen Umbildungsprocess. Der Übergang zur dritten und letzten Phase in der Entwicklung der

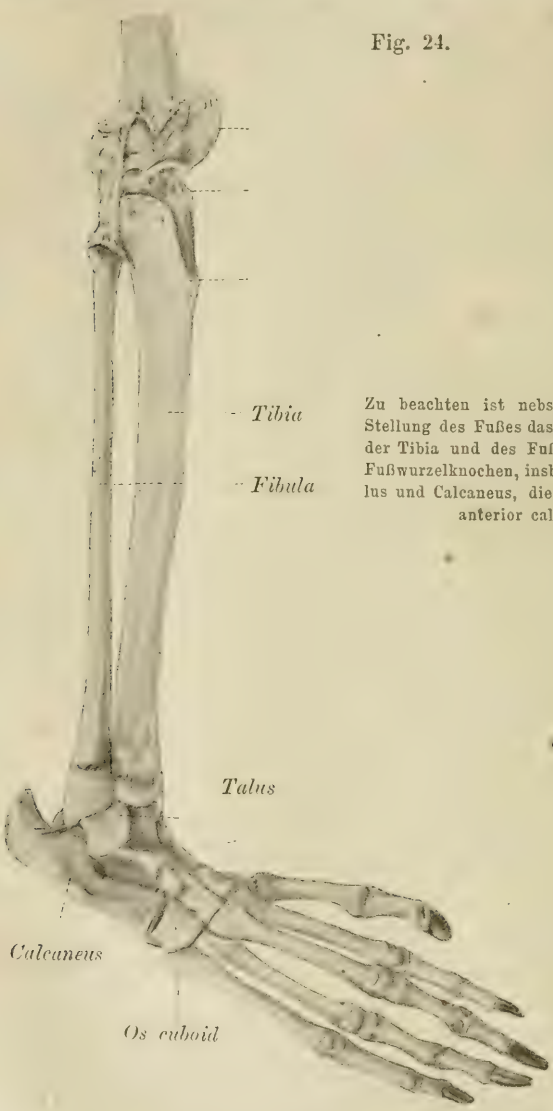
[1] In dem überaus reichhaltigen anatomischen Museum in Breslau kann man die mannigfaltigsten Missbildungen mit und ohne Pes varus sehen.

Fußstellung, zur Pronation, erfolgt übrigens recht allmählich; erst mit der Konsolidation des aufrechten Ganges erfolgt auch eine Konsolidirung der definitiven Form. Die schiefe Lage der Talusrolle z. B. fand ich noch recht deutlich beim 2jährigen und ähnlich auch beim $4^1/_2$jährigen Knaben; die sagittale Kehlung der Rolle war noch deutlich ausgesprochen. Es findet ein allmähliches Erlöschen der ursprünglichen Formen statt. Beim Beginn der Ausübung des aufrechten Ganges tritt das Kind zuerst mit den Außenrändern der Füße auf; nach Volkmann tritt nun, da diese Außenkante nach außen von der Drehungsachse des hinteren Fußgelenkes liegt, eine Hebelwirkung ein. Die Körperlast, die auf dem Fuße liegt, dreht denselben mit Gewalt in die Pronationsstellung mit nach auswärts sich wendender Fußspitze. Die Hauptfunktion des menschlichen Fußes: den aufrechten Körper stützen und fortbewegen zu können, wird erfüllt durch die Gewölbebildung des Fußes; der innere Fußrand wird gesenkt, durch den Zug der tiefen Bänder der Fußsohle, der Fascia plantaris und der Muskeln, durch die veränderten Druckverhältnisse beim aufrechten Gehen wird schließlich das kunstvolle Kreuzgewölbe (ein transversales und ein sagittales) gebildet, welches den Fuß des Menschen vor jenem der Thiere auszeichnet.

Die Formen und die Dimensionen der Fußknochen, die Ausbildung der Gelenkflächen, die Bewegungsmöglichkeit der Gelenke, kurz der ganze Mechanismus der Fußwurzelgelenke ist beim Fetus und Neugeborenen grundverschieden von dem ausgebildeten Zustande. Wir haben die Mechanik des fetalen Fußes im Vergleiche zu jener des Erwachsenen in der vorliegenden Arbeit bereits zur Genüge kennen gelernt, um den großen Kontrast, der zwischen beiden besteht, zu erkennen. Wodurch ist dieses auffallende Missverhältnis begründet? Wir müssen dabei eine Weile unsere Betrachtungen fesseln lassen. Es besteht ein gewisser Parallelismus zwischen der Supinationsstellung des Fußes beim Fetus und Neugeborenen und der Fußstellung der Primaten. Die Stellung des Fußes ist bloß die äußere Erscheinung der Konstruktion des Fußskelettes; das Primäre ist die Knochenform; der Skeletbau und dessen Verschiedenheit während des Verlaufes der menschlichen Entwicklung bedingt nun die Verschiedenheit der Fußstellung beim Fetus und beim Erwachsenen. Wir haben in der vorliegenden Arbeit die fetalen Formen der Fußknochen mit jenen der Primaten verglichen und so viele Ähnlichkeiten zwischen beiden gefunden, dass sich der Gedanke an eine Beziehung zwischen ihnen von selbst aufdrängt. Die Lage der

Talusrolle im Raume, die Neigung der Rollenfläche nach oben innen, den Höherstand des Außenrandes der Rolle, die Kehlung derselben, den langen, nach innen ablenkenden Sprungbeinhals, die große Aus-

Fig. 24.



Zu beachten ist nebst der supinirten Stellung des Fußes das Längenverhältnis der Tibia und des Fußes, der Bau der Fußwurzelknochen, insbesondere des Talus und Calcaneus, die Länge des Proc. anterior calcanei.

Cynocephalus Babuin.

dehnung der Rolle in sagittaler Richtung, die Stellung des Talonaviculargelenkes in Supination, die Ausdehnung der beiden seitlichen Rollenfacetten und die Stellung der Malleolen, die Länge und

die Höhe des Proc. anterior calcanei etc. etc. (ich verweise auf die Arbeit selbst) finden wir beim Fetus so gut wie bei Primaten, z. B. Cynocephalus. Die Form und Lagerung der einzelnen Bausteine des Fußes ist bei beiden eine ähnliche; wir können daraus auch die Mechanik der Gelenkbewegungen ableiten. Der Fuß der Primaten steht gleichfalls in Supination. Nebenstehende Fig. 24 veranschaulicht das Fußskelet des Cynocephalus Babuin von der Außenansicht. Der innere Fußrand steht höher als der äußere, die Sohlenfläche sieht nach innen, der Fußrücken nach außen. Diese Einwärtsdrehung der Sohle besitzen in mehr oder weniger hohem Grade sämmtliche Primaten. Der aufrechte Gang der menschenähnlichen Affen wird nach Ranke »abgesehen von der natürlichen Vorwärtsneigung des schweren Oberkörpers, welcher zur Erhaltung der aufrechten Stellung Balancirbewegungen mit den Armen nothwendig macht, noch dadurch beeinträchtigt, dass bei allen eine mehr oder weniger stark ausgesprochene Tendenz der Sohlenfläche zur Drehung nach innen vorhanden ist«. Diese Tendenz ist nach Huxley das Resultat der freien Gelenkung zwischen dem Kahn- und Würfelbein einerseits und dem Fersen- und Sprungbein andererseits; es folgt aus derselben, dass der vordere Abschnitt des Fußes mittels der erstgenannten Knochen, indem er vom Musc. tibialis anticus (der auch beim Menschen den Fuß nicht bloß in die Höhe hebt, sondern ihn zugleich auch ein wenig um seine Längsachse dreht, dass der innere Fußrand nach oben sieht) bewegt wird, an der vom Sprung- und Fersenbein gebildeten Gelenkfläche leicht auf seiner eigenen Achse rotirt. Die leichte Einwärtswendung der Sohle wird eben so sehr das Klettern erleichtern wie die Festigkeit des Fußes beim Gehen erschweren. Huxley berichtet, dass Orang Utan beim aufrechten Stehen auf dem äußeren Fußrande ruht, die Sohle kann nicht platt auf den Boden gebracht werden; über den gleichen Affen sagt Ranke, dass er beim Gehen kaum jemals die Sohle, sondern gewöhnlich nur den äußeren Fußrand oder seltener analog wie bei der Hand die Rückenfläche der eingeschlagenen Zehen aufsetzt[1]. — Bei Gorilla fand ich die Planta nicht mehr so stark der Medianebene zugeneigt wie bei den übrigen Primaten; Gorilla ist des aufrechten Ganges im menschen-

[1] Im Berliner zoologischen Garten konnte ich einen Sumatra-Orang beobachten; er ging und stand auf dem äußeren Fußrande. Die erste Zehe war nach oben gerichtet, die übrigen waren eingeschlagen; der Fuß befand sich in Pes varus-Stellung.

ähnlichen Sinne am meisten unter ihnen fähig[1]. Die Ausdehnung seiner Fußwurzel ist daher auch mächtiger als bei den anderen Primaten (s. II. Theil). Der Gang der Affen ist ein mehr oder weniger »schwerfälliger«, wie sich Brehm ausdrückt. Die Füße werden beim Gehen seitlich aufgesetzt, die Affen stützen sich »auf die Außenseite oder äußere Kante der Füße« (Brehm)[2]. Diese Neigung der Sohle nach innen hat der Neugeborene mit den Primaten gemeinsam. Diese Stellung des Affenfußes ist begründet in seiner Funktion als Greif- und Kletterorgan zu dienen. Im Vereine mit der Supinationsstellung des Affenfußes steht auch die größere Länge und Bewegungsfähigkeit der Zehen, die daumenähnliche Verwendbarkeit der Großzehe. Auch beim Neugeborenen bildet die Stellung des Fußes nicht das einzige affenähnliche Kennzeichen; auch bei ihm sind die Zehen noch viel beweglicher als beim Erwachsenen, die Großzehe kann abducirt werden (beim Embryo der 8. Woche ist die Anlage der Großzehe daumengleich [Wiedersheim]; bei einem Fetus von 20 Wochen fand ich noch eine kurze, weitabstehende Großzehe (vgl. Fig. 31); nebst dieser Beweglichkeit der Zehen ist beim Neugeborenen auch die Kürze der unteren Extremität höchst auffallend; das Verhältnis der Längen des Fußes zur Tibia ist ganz affenähnlich (vgl. II. Theil) (würde dieses ursprüngliche Verhältnis auch beim Erwachsenen bestehen, so müsste seine Tibia um 101 mm kürzer sein, als sie in der That ist).

Es liegt nahe, aus der Summirung dieser Thatsachen auf einen atavistischen Einfluss zu schließen.

Das höchst auffallende Zusammentreffen der kurzen Beine, der supinirten Füße und der größeren Bewegungsfähigkeit der Zehen beim Neugeborenen muss doch eine tiefere Begründung haben; es besteht thatsächlich eine Harmonie der genannten Merkmale, die beim Fetus und Neugeborenen entschieden auf niedere Zustände hinweist, während die Entfernung von der ausgebildeten Form beim Erwachsenen noch recht groß ist. Die Unterschiede in dem Bau des Affen- und Menschenfußes erklären sich durch die verschiedene Funktion. Die Ausbildung und die Entwicklung eines Organs steht unter dem dominirenden Einflusse der Funktion und der Anpassung an die Umgebung. Die Lebensführung der Primaten bringt es mit

[1] Gorilla biegt beim aufrechten Stehen seine Kniee nach außen (Du Chaillu).

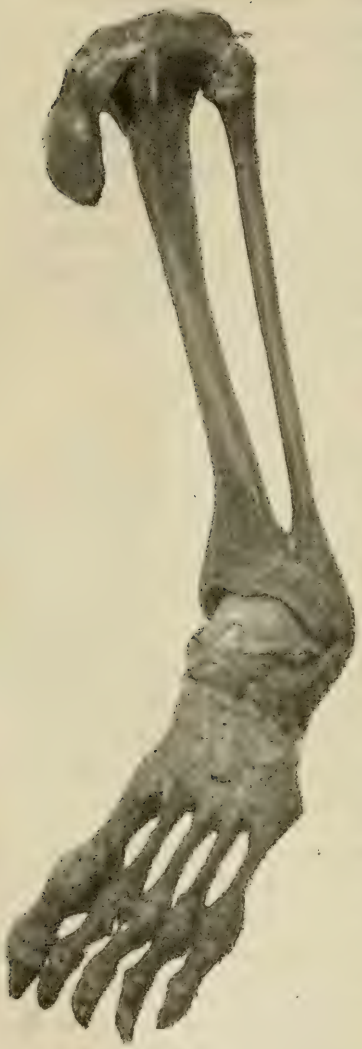
[2] Schaafhausen berichtet, dass auch der Neger die Füße nicht mit der Fläche, sondern mit dem äußeren Rande aufsetzt und dass er seine Schuhe immer an dem äußeren Rande abläuft.

sich, dass sie den Fuß auch zum Greifen benutzen und in dieser Beziehung hoch über den Quadrupeden stehen. Die Form accommodirt sich der Funktion, der Mechanismus des Fußskelettes bei den Primaten ist dem handähnlichen Gebrauche nur förderlich. Jene Ausbildung und Anordnung der Fußknochen, welche für den Menschen charakteristisch ist, dürfte sich einst als individuelle Bildung entwickelt haben, deren Ursache in der ausschließlichen Verwendung des Fußes als Stütz- und Bewegungsorgan des aufrechten Körpers, wie in dem Ausfall der Greiffunktion zu suchen ist. Dieser sich von Generation zu Generation wiederholende Process bewirkte schließlich eine Umgestaltung des Mechanismus der Fußknochen in dem Sinne, dass er der Ausübung des aufrechten Ganges förderlich ist. So findet man beim

Erwachsenen	Neugeborenen
die Gewölbebildung des Fußes höchst vollkommen ausgebildet; der Fuß befindet sich in Pronation; die Zehen sind nur unvollkommener Bewegungen fähig, die Großzehe kann nicht abducirt werden; jede intensivere Dorsalflexion ist ausgeschlossen; die unteren Extremitäten sind sehr lang.	besteht das gerade Gegentheil: Die Gewölbearchitektur ist noch nicht ausgebildet, der Fuß steht in der Supination, die Zehen sind mannigfaltiger Bewegungen fähig, die Großzehe kann abducirt werden; die Dorsalflexion des Fußes ist in einem sehr hohen Ausmaße möglich; die unteren Extremitäten sind kurz. Einen ganz ähnlichen Befund bieten die Primaten.

Es resultirt somit aus dieser Betrachtung die affenähnliche Anlage des menschlichen Fußes. Es darf jedoch nicht Wunder nehmen, dass die Überführung der ursprünglichen in die endgültige Stellung des Fußes beim Menschen bis zu einem gewissen Grade auch ohne Ausübung des aufrechten Ganges erfolgt. Wir haben es mit der gesetzmäßigen Fortsetzung eines physiologischen Processes zu thun, der mit dem Ende des Fetallebens noch nicht abgeschlossen war; diese unvollendete Form und Stellung des Fußes hat eine entschiedene Ähnlichkeit mit der ausgebildeten der Primaten. Darin liegt auch eine befriedigende Erklärung der Thatsache, dass »jeder Neugeborene einen Klumpfuß ersten Grades besitzt«. Da nun — wie wir Eingangs dargelegt haben — der pathologische Klumpfuß in innigster Beziehung zur Supinationsstellung steht, die erst den Boden abgiebt, auf dem er sich entwickeln kann, so erklärt sich aus den

Fig. 25.



Diese Figur stellt das linke Bein eines Neugeborenen, von der Außenseite betrachtet, dar. Viele der für den Fuß des Neugeborenen besprochenen Charakteristika lassen sich deutlich erkennen: Die Kürze des Unterschenkels, die tiefe Kehlung der Rolle, das weite Vordringen der medialen Facette, das Grübchen am vorderen Rollenrand, das Herabreichen des Malleolus medialis, die supinirte Stellung des Fußes, die Großzehe sieht nach oben. Das Talonaviculargelenk ist von oben eröffnet, die Facies navicularis tali ist noch lange nicht derart pronatorisch gedreht wie beim Erwachsenen.

besprochenen atavistischen Gründen auch seine Häufigkeit gegenüber der Seltenheit der anderen angeborenen Fußdeformitäten.

B.

Die Dimensionen des Fußskelettes.

Vorliegende Untersuchung wurde nicht bloß zu dem Zwecke unternommen, um die Dimensionen des Fußskelettes in den verschiedenen Entwicklungsstufen beim Menschen zu bestimmen, sondern sie erstreckte sich auch auf Primaten und soll dadurch ermöglichen, einen Schluss zu ziehen auf die zwischen beiden bestehenden Beziehungen. Die Messungen sollen durch die Zahl nachweisen, ob, unter welchen Umständen und zu welchen Wachsthumsperioden eine Annäherung der menschlichen an thierische Zustände besteht. — Zu diesem Behufe wurden zahlreiche Untersuchungen an Affen und Menschen angestellt, von denen im Ganzen nur 30 angeführt werden, da sich die übrigen nicht wesentlich unterscheiden. Aus der Reihe der Primaten wurden geprüft: Semnopithecus leucoprymnus, Orang Utan, Hylobates concolor, Cynocephalus Babuin, Cercopithecus griseoviridis, Gorilla-Männchen und Weibchen. — Beim Menschen begann die Untersuchung in früher Embryonalzeit (Fußlänge = 7,5 mm) und wurde durch die folgende fetale und postfetale Entwicklung bis zum Erwachsenen (Fußlänge

= 229 mm) fortgeführt. Die menschlichen Objekte waren mit Ausnahme des letzteren durchwegs in Alkohol sorgfältig konservirt, zum Theil als Gelenkpräparate ausgearbeitet. Die Maße der Primaten und erwachsenen Menschen wurden an Skeletten genommen. Alle Objekte waren, so weit sich dies beurtheilen ließ, normal gebaut.

Die Fußlänge.

Als Fußlänge maß ich die Entfernung vom Stützpunkt der Hacke bis zur Spitze der Mittelzehe; ich will diesen Abstand, die plantare Fußlänge, schlechtweg als Fußlänge bezeichnen im Gegensatze zur dorsalen Fußlänge, unter welcher die Entfernung von der Mitte des vorderen Rollenrandes des Sprungbeins bis ebendahin zu verstehen ist. Der Fuß wurde weiterhin in seine Hauptabschnitte zerlegt: Fußwurzel, Mittelfuß und Zehen, die wieder in ihre letzten Theile (Tarsalknochen, Phalangen) aufgelöst wurden. Gemessen wurde mittels eines Zirkels; die Maße sind in Millimetern angegeben. — Den absoluten Maßen fügte ich auch relative Werthe hinzu, wodurch sie bei den verschiedenen Objekten mit einander vergleichbar werden und einen klaren Blick über das gegenseitige Verhältnis erlauben. Als Einheit für die plantare Fußlänge benutzte ich die Tibialänge (Abstand des Condylus medialis von der Malleolusspitze). Diese Maßmethode zog ich desshalb in den Kreis der Untersuchung, weil — abgesehen von den innigen Wechselbeziehungen zwischen der Länge des Unterschenkels und jener des Fußes — an vielen Präparaten nur das Bein vorhanden war. Die einzelnen Theile des Fußes selbst wurden in Beziehung gebracht zur plantaren Fußlänge wie zu einander selbst. — Das relative Maß stellt das Verhältnis des betreffenden Theiles zur plantaren Fußlänge dar (für diese selbst, ihr Verhältnis zur Tibialänge) und wurde nach der Formel bestimmt: $x = \frac{L}{F(T)} \cdot 1000$, worin x das relative Maß anzeigt, L gleich ist der Länge des untersuchten Theiles, und F beziehungsweise T gleich ist der als Einheit angenommenen Länge des Fußes bezw. der Tibia. Wäre z. B. die Fußlänge = 215 mm und die Länge des untersuchten Theiles, z. B. der Großzehe = 56 mm, so lautet das Verhältnis: $x : 1000 = 56 : 215$, d. h. $x = 260$, die Großzehenlänge beträgt 260 Theile der als 1000 angenommenen Fußlänge. Ich lasse vorerst die Übersichtstabelle über die Länge der Tibia und des Fußes folgen. Der absoluten plantaren Fußlänge ist auch der relative Werth

in Bezug auf die Tibialänge = 1000 hinzugefügt; der absoluten dorsalen Fußlänge ist sowohl das eine relative Maß in Bezug auf

Name und Alter	Absolute und relative Länge der dorsalen Fußlänge							
	Tibia	plant. Fußlänge		dorsale Fußlänge			Femur	Fibula
	absol.	absol.	relative	absol.	relativ: Tibia = 1000	relativ: plantare Fußlänge = 1000	absol.	absol.
1. Cynocephalus Bab.	169	155	917	130	769	839	184	160
2. Cercopithecus griseoviridis	118	109	924	90	763	826	125	110
3. Semnopithecus	134	131	977	113,5	847	866	—	—
4. Hylobates concolor	151	119	788	100	662	840	180	146
5. Orang Utan	250	302	1208	265	1060	877	260	228
6. Gorilla ♀	230	215	935	161	700	749	290	206
7. Gorilla ♂	280	263	939	200	714	760	361	252
8. Embryo ca. 10. Woche	9	7,5	833	ohne Zerstörung des oberen Sprunggelenkes nicht genau bestimmbar			Steiß-Scheitellänge	49,5 mm
9. - - 12. -	12	10	833					73 -
10. - - 13. -	15	12	800					75 -
11. Fetus $3^1/_2$ Monate	19,5	16,5	846	12	615	727	—	—
12. - 4 -	21,5	17	791	—	—	—	—	—
13. - 5 -	32	27,5	859	20,5	641	745	—	—
14. - 7 -	50	43	860	32	640	744	60	49
15. - letzte Zeit	64	58	906	47	734	810	—	64
16. Neonatus	86	73	849	60	697	822	104	84
17. -	—	73	—	61	—	836	—	—
18. -	91	78	857	63	692	808	—	92
19. - (Säugling)	98,5	82	832	67	680	817	116	98
20. Kind 1 Jahr alt	108	83	769	71	657	855	130	106
21. - $1^1/_4$ - -	110	95	864	76	691	800	138	110
22. - 3 - -	119	97	815	78	655	804	140	115
23. Knabe 2 Jahr alt	128	103	805	82	641	796	152	125
24. - $4^1/_2$ - -	155	121	780	94	606	777	182	154
25. - 15 - - [1]	368	241	655	—	—	—	—	—
26. Mann 19 - -	340	215	632	175	515	814	385	332
27. Erwachsener	370	229	619	174	470	760	—	362

die Tibialänge als auch das andere in Bezug auf die plantare Fußlänge = 1000 als Einheit hinzugefügt. Geordnet sind die menschlichen Objekte nach der Tibialänge. Außerdem sind noch die absoluten Län-

[1] S. pag. 110.

gen der Fibula und des Femur hinzugefügt; die erstere wurde in der Achsenrichtung des Knochens vom Capitulum fibulae bis zur Spitze des Malleolus externus bestimmt, die letztere von der Spitze des Trochanter major bis zur Gelenkfläche des Condylus medialis. Im Interesse der Einheitlichkeit unterließ ich die Angabe der Körperseite, von welcher das betreffende Objekt stammte, da die Unterschiede beider Seiten entweder gar nicht vorhanden sind oder so minimal sind, dass sie einer Erwähnung nicht bedürfen.

Die Tabelle ist zu lang gediehen, als dass man auf den ersten Blick eine klare Übersicht über ihren Inhalt gewinnen könnte. Ich bringe sie daher in mehrere Gruppen, die ich nach den Altersstufen ordne. Zuvor muss ich jedoch zu meinem Leidwesen bemerken, dass mir vom $4^1/_2$jährigen Knaben bis zum 19jährigen Manne kein brauchbares Objekt zur Verfügung stand; ich sah mich daher genöthigt, der Vollständigkeit halber die Dimensionen während dieser Altersperiode anderweitig zu entnehmen.

Zeising bestimmte das absolute Längenwachsthum der Einzelabtheilungen des Körpers in dreijährigen Perioden und fand für das Längenwachsthum des Unterschenkels (Knie bis zur Fußsohle) und des Fußes nachfolgende Maße (in Centimetern):

	Neugeborener	Jahre					Gesammtwachsthum von 0—15 Jahre	Weiteres Wachsthum bis zum Stillstand
		0—3	3—6	6—9	9—12	12—15		
Unterschenkel	9,1	13,3	4,6	1,6	2,4	5,8	27,7	3,9
Fußlänge	8,1	5,0	3,0	1,5	2,5	4,0	16,0	1,9

Diese kurze Tabelle lehrt, dass das absolute Längenwachsthum des Unterschenkels wie des Fußes im ersten Triennium am stärksten, im dritten am schwächsten ist, dass der Fuß im dritten Jahr mehr als $1^1/_2$mal so lang ist als beim Neugeborenen (13,1 : 8,1), der Unterschenkel sogar fast dritthalbmal so lang als beim Neonat (22,4 : 9,1 = 2,46). Die Unterschenkellänge würde sich also in den ersten drei Jahren weit mehr als verdoppeln; schon bei dieser oberflächlichen Betrachtung erscheinen diese Zahlen als hochgegriffen; dies tritt noch mehr zu Tage bei der Vergleichung mit dem Gesammtlängenwachsthum des Körpers. Nach Quetelet ist der Neugeborene im Durchschnitt 50 cm lang; er wächst nun bis zum Ende des ersten Trienniums auf 87 cm; die Längenzunahme beträgt somit in den ersten drei Jahren 27 cm. Nach Zeising müsste die Hälfte

dieser Zunahme allein auf den Unterschenkel fallen! Die größeren Werthe Zeising's gegenüber den von mir gefundenen erklären sich zum Theil dadurch, dass er als Unterschenkel den Abstand vom Knie bis zur Fußsohle maß, während ich nur die Tibialänge (s. oben) in Betracht zog. Es lassen sich bestimmte Angaben über das absolute Längenwachsthum mit Sicherheit nur an einer großen Reihe fortlaufender Untersuchungen an denselben Individuen aufstellen, was z. B. in Findel- oder Waisenhäusern und dgl. leicht möglich wäre; die Feststellung eines an verschiedenen Individuen gewonnenen »Wachsthumsgesetzes« kann kaum ein sicheres Resultat liefern.

Das Gemeinsame der Messungen ist die Thatsache, dass in den früheren Entwicklungsstadien der Fuß im Vergleich zur Tibia länger ist als beim Erwachsenen. Betrachtet man das Anfangs- und Endglied der in der ersten Tabelle aufgestellten Reihe, so findet man beim Embryo von ca. 10 Wochen die Fußlänge 833 Theile der 1000 gleichgesetzten Tibia betragend, während sie beim Erwachsenen bloß 619 Theile derselben ausmacht. (Nach der Zeising'schen Tabelle würde die relative Fußlänge des Neugeborenen 890 Theile des Unterschenkels = 1000 betragen, während sie beim 15jährigen Individuum bloß 655 Theile ausmacht; bei letzterem ist nach Zeising die Fußlänge = 24,1 cm, die Unterschenkellänge = 36,8 cm). Der größeren Anschaulichkeit halber stelle ich die bei den Primaten und beim Menschen gefundenen Maximal- und Minimalwerthe der relativen plantaren Fußlängen in Gruppen zusammen:

Primates	Schwankungsbreite:	788 — 1208
Embryo	-	800 — 833
Fetus	-	791 — 906
Neonatus (Säugling)	-	832 — 857
Kindesalter bis zu $4^1/_2$ Jahren	-	781 — 864
15jähr. Individuum (s. oben)		655
19 - Mann		632
Erwachsener		619

Daraus folgt, dass zwischen den früheren und den späteren Altersstufen ein deutliches Missverhältnis in dieser Beziehung besteht. Es fällt aber bei der Betrachtung der ersten Tabelle gleichzeitig die Ähnlichkeit auf, welche das Längenverhältnis des Fußes zur Tibia bei manchen Anthropoiden (Gorilla, Hylobates concolor) mit jenem bei Embryonen, Feten und sogar Neugeborenen und Kindern besitzt. Die genannten Affen differiren in dieser Beziehung viel beträchtlicher von anderen Affen, z. B. von Orang Utan, als von den erwähnten Entwicklungsstadien des Menschen. So beträgt z. B.

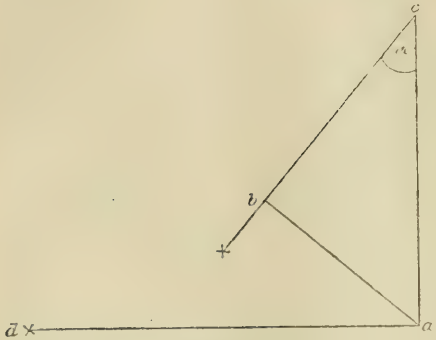
die Fußlänge bei Orang Utan $^{12}/_{10}$ Theile der Tibialänge, sie ist somit um $^{1}/_{5}$ länger als diese; bei Hylobates concolor dagegen beträgt sie bloß $^{7.9}/_{10}$ der Tibialänge, also um mehr als $^{1}/_{5}$ kürzer als diese. Die Ursachen, welche diese scharfen Unterschiede bedingen, liegen in der verschiedenen Funktion. Jene Primaten, welche nie aufrecht gehen und welche den Fuß als Greiforgan in ganz besonders hohem Maße benutzen, charakterisiren sich durch eine besondere Längenentfaltung der Greifbestandtheile des Fußes, id est der Zehen. Orang Utan geht niemals aufrecht; er ist ein exquisiter Baumaffe; mit seinen Füßen kann er Gegenstände umgreifen, umklammern (entsprechend diesem Gebrauch sind auch die Grundphalangen der Zehen volarwärts gebogen). Bei jenen Affen dagegen, bei denen die Stützfunktion des Fußes eine größere Rolle zu spielen beginnt, die auch schon befähigt sind aufrecht zu gehen, entfaltet sich der Stützabschnitt des Fußes (Tarsus) recht kräftig und der Unterschenkel wird länger. Cynocephalus und die Paviane sind nach Brehm echte Felsenaffen, echte Erdthiere. Sie gehen auf allen Vieren und stellen sich nur dann auf zwei Beine, wenn sie Umschau halten wollen; auch wenn sie sich aufrichten, stützen sie ihren Leib gern auf eine ihrer Hände. Gorilla und Hylobates sind nun des aufrechten Gehens fähig. Hylobates hat überhaupt sehr lange Gliedmaßen; die Sprungaffen besitzen sehr lange hintere Extremitäten. Von Hylobates Hulock berichtet Harlan (in Brehm's Thierleben), dass er im Zimmer oder auf ebener Erde aufrecht geht und das Gleichgewicht hält, indem er seine Hände über den Kopf erhebt, die langen Arme in dem Handgelenke und im Ellbogen leise biegt und dann rechts und links wankend ziemlich schnell dahinläuft. Auch vom Gibbon, Hylobates Lar s. albimanus sagt Hermes (in Ranke, der Mensch II), dass er aufrecht geht und nie beim Gehen auf ebener Erde die Hände zu Hilfe nimmt. Seine Haltung erinnert an einen Seiltänzer, der mit halbausgestreckten Armen die Balance zu halten sucht. — Nach Du Chaillu (citirt nach Brehm's Thierleben) ist es »nicht zu bezweifeln, dass Gorilla auch in erhobener Stellung ziemlich schnell und viel länger als der Chimpanse oder andere Affen dahinwandeln kann. Wenn er aufrecht steht, biegt er seine Kniee nach auswärts«. — Mit dem aufrechten Gange sehen wir das Längenwachsthum der Tibia in höherem, des Fußes in geringerem Maße zunehmen. Die Zweckmäßigkeit und der Vortheil dieser Einrichtung des längeren Unterschenkels für die Fortbewegung auf ebenem Boden wird sofort klar, wenn man sich die Mechanik des aufrechten Gehens vorstellt.

Je länger der Schenkel ist, desto größer ist daher der Radius und daher auch die Bewegungsexkursion des Schrittes. Bei gleichem Aufwande von Muskelkraft wird bei längerem Schenkel eine größere Leistung vollführt als bei kürzerem.

Wir ersehen aus der folgenden schematischen, graphischen Dar-

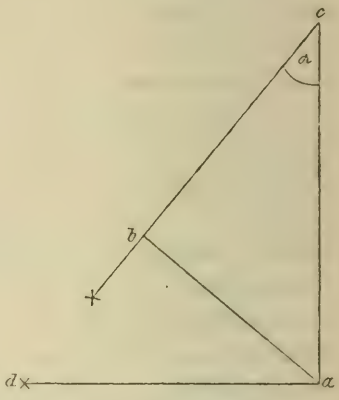
Fig. 26.

1.



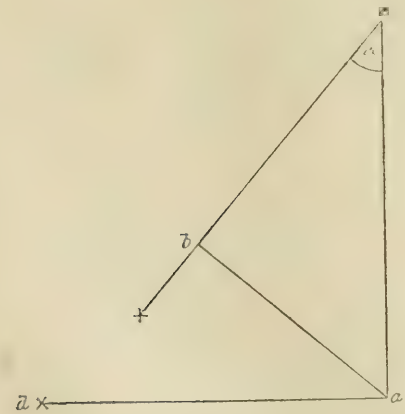
Orang Utan.

2.



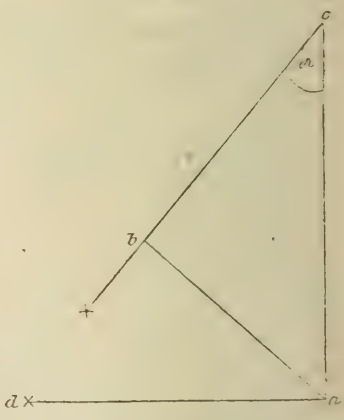
Hylobates concol.

3.



Gorilla.

4.



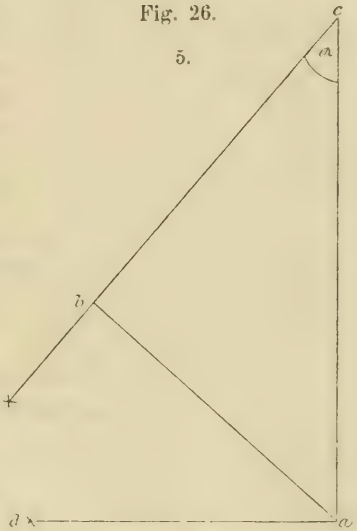
Neugeborener.

stellung der Dimensionen des Fußes und der Tibia den Vortheil, welchen die lange Tibia beim aufrechten Gang hat; wird bei den genannten Individuen die Tibia (= *a c*) um den gleichen Winkel (α) nach vorn gebracht, so sehen wir, dass das Tibiaende beim Erwachsenen doppelt so weit nach vorn gelangt als bei Orang, was natürlich bedingt ist durch die größere Länge der Tibia; mit dem größeren

Radius wächst auch die Spielweite (*a b*) des Schrittes. Gorilla hat bereits einen im Vergleich zur Tibialänge kürzeren Fuß ($^{9,3}/_{10}$ derselben), bei Semnopithecus ist der Fuß noch fast so lang wie die Tibia ($^{9,8}/_{10}$ derselben), bei Cynocephalus etwas kürzer ($^{9,2}/_{10}$); bei Hylobates schließlich am menschenähnlichsten ($^{7,9}/_{10}$ der Tibialänge); je mehr die untere Extremität von den Affen im menschlichen Sinne als Stütz- und Bewegungsorgan des Körpers benutzt wird, desto länger wird die Tibia. Die Entwicklung der Länge der Tibia steht in innigster Beziehung zu ihrer Kraftleistung; diese wird durch die Ausübung des aufrechten Ganges erhöht und parallel der höheren Leistung wird auch die Tibia wie das Bein überhaupt als Standsäule des aufrechten Körpers länger. — Der menschliche Embryo steht noch, wie die Tabelle beweist, mitten in der Sippschaft der Primaten; sein Fuß ist relativ viel länger, seine Tibia relativ viel kürzer als beim Erwachsenen. Einige Zahlen veranschaulichen den Wechsel dieses Verhältnisses. Im Mittel herrscht während des uterinen Lebens zwischen der Tibia- und der Fußlänge das Verhältnis 1000 : 841 (Minimum = 791, Maximum = 906). Es schwanken innerhalb gewisser Grenzen die gefundenen Werthe, was zum Theil durch die Kleinheit der absoluten Maße erklärt wird. Bei einer Tibialänge von 20 mm z. B. entspricht, wenn dieselbe als Einheit = 1000 gesetzt wird, 1 mm 50 Einheiten; daher lege ich auf die in früher Embryonalzeit vorkommenden Schwankungen kein großes Gewicht; der Embryo aus der 10. Woche hat z. B. eine relative Fußlänge von 833, jener aus der 16. Woche eine von 846 Einheiten; somit besteht zwischen beiden ein Unterschied, der mit Rücksicht auf die gewählte große Einheit (Tibialänge = 1000) vernachlässigt werden kann. Gegen das Ende des uterinen Lebens scheint die Fußlänge intensiver zuzunehmen; sie steigt von 791 (4. Monat) auf 906 (Schlusszeit des Fetallebens). Im letzteren Fall beträgt bereits 1 mm bloß 15 Einheiten der Tibialänge = 1000. Die absoluten Maße wer-

Fig. 26.

5.



Erwachsener.

den größer, daher verschwinden nun die Fehlerquellen. Beim Neugeborenen beträgt die relative Fußlänge im Mittel 846 Theile der Tibia = 1000. Die absoluten Werthe sind nun so groß, dass eine genaue, gewissenhafte Messung sicherlich keine Fehlerquellen zulässt; ein Millimeter der Fußlänge entspricht beim Neugeborenen im Mittel bloß 11 Einheiten der als 1000 angesetzten Tibia. Wir sehen also noch die relative Längenausdehnung des Fußes beim Neugeborenen innerhalb jener Grenzen liegen, die für die Primaten gefunden wurden. Beim 2jährigen Knaben beträgt die Fußlänge nur mehr 805 Theile der Tibia (1000); nun beginnt die Fußlänge allmählich aus der Affenregion herauszurücken; beim $4^1/_2$jährigen Knaben beträgt sie $^{7,8}/_{10}$ der Tibia (1 mm = 6,5 Einheiten der Tibia = 1000). Nun wird die Tibia immer länger im Vergleich zum Fuß; beim 15jährigen Individuum (siehe oben) beträgt der letztere nur 655 Theile der Tibia; beim Erwachsenen ist das Längenverhältnis der Tibia und des Fußes = 1000 : 619 (1 mm der 229 mm betragenden Fußlänge ist gleich 2,7 Einheiten der als 1000 angesetzten Tibialänge[1]). Der Proportionsunterschied ist somit ein sehr großer: Beim Fetus beträgt die Fußlänge im Mittel 841, beim Neugeborenen 846, beim Erwachsenen 619 Einheiten der 1000 gleichgesetzten Tibialänge. Bevor ich auf die nähere Begründung dieses so auffallenden Verhältnisses eingehe, will ich zunächst die bei den Affen gefundenen Werthe der Fußlänge einer kritischen Betrachtung unterziehen. Sie schwanken zwischen einem Maximum von 1208 (Orang Utan, bei dem der Fuß länger ist als die Tibia) und einem Minimum von 788 (Hylobates concolor). Der Maximalunterschied beträgt somit 420 Einheiten; es ist somit der Unterschied der relativen Fußlängen zwischen den Affen fast doppelt so groß als zwischen den ersten und letzten Entwicklungsphasen beim Menschen. Diese Differenz ist begründet in der Art der Benutzung des Fußes. Orang Utan geht nie aufrecht; nach Ranke setzt er seine Füße nicht platt auf den Boden, sondern er stützt sich auf deren äußere Kante, wobei die Ferse mehr auf dem Boden ruht, während die gekrümmten Zehen zum Theil mit der oberen Seite ihrer ersten Gelenkknöchel den Boden berühren und

[1] Lucae findet den Fuß bei sechs Europäern ♂ im Mittel 233 mm lang (also nicht viel von dem obigen Werth [229 mm] verschieden); bei sechs Europäern ♀ findet er den Fuß im Mittel nur 211 mm lang. Bekanntlich wechseln ja die Dimensionen des Fußes nach der Rasse, dem Geschlecht und oft auch nach den Gesellschaftsklassen.

die zwei äußersten Zehen jedes Fußes dies gänzlich mit ihrer oberen Fläche thun. Der Orang schwingt sich mit seinen langen Armen wie auf Krücken fort. Orang ist ferner ein Baumaffe, seine Füße ermöglichen ihm mit Leichtigkeit Äste zu umklammern, die höchsten Bäume zu erklettern etc. — Hylobates dagegen geht aufrecht. Virchow drückt sich über einen von O. Hermes beschriebenen Hylobates Lar (albimanus) (s. pag. 111) folgendermaßen aus: »Die Sicherheit des aufrechten Ganges, wobei allerdings die Arme fast flügelförmig getragen werden, ist höchst auffällig. Der Gibbon steht in dieser Beziehung fast über allen Anthropoiden« (Ranke, Der Mensch II, 31). Außerdem verleihen die mächtigen hinteren Extremitäten dem Gibbon die Schnellkraft zu weiten Sprüngen (Brehm). Gorillas Fuß ist gleichfalls kürzer als die Tibia (die bei ihm einen mehr flachovalen Querschnitt hat im Gegensatz zum dreikantigen des Menschen). Betrachten wir nun die relativen Fußlängen des Fetus und der beiden Primaten Gorilla und Hylobates, so finden wir: Der Unterschied der maximalen relativen Werthe beträgt 33 Einheiten (Gorilla ♂ = 939, Fetus letzte Zeit = 906), der Unterschied der minimalen Werthe 3 Einheiten (Hylobates = 788, Fetus 4. Monat = 791), der Maximalunterschied überhaupt beträgt 151 Einheiten zwischen Gorilla ♂ (939) und Hylobates (788) und 148 Einheiten zwischen Gorilla ♂ und dem Fetus aus dem 4. Monat (791). Wir ersehen daraus, wie nahe einander in diesem Verhalten die genannten Affen und der Fetus stehen. Die relativen Fußlängen beim Fetus bewegen sich um dieselben Werthe wie die des Hylobates und Gorilla. Letzterer unterscheidet sich von ersterem um nicht mehr und nicht weniger als vom Fetus aus dem 4. Monate. Der Unterschied zwischen der relativen Fußlänge des Gorilla bezw. des Hylobates und jener des Neugeborenen und Erwachsenen beträgt

Gorilla ♂ + 93
Hylobates — 58
} gegenüber dem Neugeborenen im Mittel

Gorilla + 320
Hylobates + 169
} gegenüber dem Erwachsenen

Neugeborener + 227 } gegenüber dem Erwachsenen.

Sehr charakteristisch ist folgende Vergleichung der relativen Fußlängen (Mittelwerthe bei)

Orang Utan 1208
Gorilla 937
Hylobates 788
} Fetus 841
Neonatus 846
} Erwachsener 619.

Bevor ich auf die nähere Begründung dieser Erscheinung ein-

gehe, dass der Fetus wie auch der Neugeborene in der Beziehung der Fuß- zur Tibialänge dem Gorilla und Hylobates viel näher stehen als dem Erwachsenen und dass diese Affen dem Fetus und Neugeborenen viel näher stehen als dem Orang Utan, will ich noch ein anderes Maß in Betracht ziehen, nämlich die dorsale Fußlänge. Unter derselben ist der Abstand der Mitte des Vorderrandes der Talusrolle von der Spitze der Mittelzehe zu verstehen.

Bei Orang ist sie entsprechend der stärkeren Längenentfaltung des Vorderfußes und der geringen Ausdehnung der Sprunggelenke sehr lang; sie ist um 15 mm länger als die Tibia; bei den übrigen Affen ist sie durchwegs kürzer. Semnopithecus leucoprymnus hat eine dorsale Fußlänge, die $^{8,5}/_{10}$ der Tibialänge beträgt, Cynocephalus $^{7,7}/_{10}$, Gorilla ♀ $^{7}/_{10}$ und ♂ $^{7,1}/_{10}$, Hylobates endlich hat die kürzeste dorsale Fußlänge im Vergleich zur Tibia, nämlich $^{6,6}/_{10}$ derselben.

Im Fetalleben bewegt sich die relative dorsale Fußlänge innerhalb der Werthe 615 im $3^1/_2$ Monat und 734 am Ende des uterinen Lebens. Es erfolgt somit eine Zunahme der Fußlänge auf der Dorsalseite; der Neugeborene hat im Durchschnitt eine dorsale relative Fußlänge von 690, dann erfolgt ein kontinuirliches Sinken derselben, beim $4^1/_2$jährigen Knaben beträgt sie nur 606 Theile der Tibialänge = 1000, beim Erwachsenen 470. — Auch in Bezug auf das Verhalten der dorsalen Fußlänge zur Tibialänge ergiebt sich also ein ähnliches Resultat, wie wir es bei der plantaren gefunden haben. Gorilla und Hylobates sind von Orang Utan weiter entfernt als vom Fetus und Neugeborenen, welche den zwei erstgenannten Affen näher stehen als dem Erwachsenen. Die Differenz der relativen plantaren Fußlängen der einzelnen Gruppen erscheint natürlich größer als die der dorsalen, und dies aus dem einfachen Grunde, weil auch die absoluten Werthe der letzteren kleiner sind, daher auch die ihnen entsprechenden relativen Werthe und folglich auch die Unterschiede zwischen ihnen.

Setzen wir nun die plantare Fußlänge = 1000 und bringen wir nun die dorsale mit ihr in Beziehung, so finden wir die letztere bei jenen Affen sehr lang, bei welchen der Zehentheil sehr mächtig ist und der die Sprunggelenke zusammensetzende Tarsaltheil nur schmächtig angelegt ist. So hat z. B. Orang Utan eine dorsale Fußlänge von 877, somit bloß um 123 Theile = $^1/_8$ kürzer als die plantare Fußlänge = 1000. Bei ihm sind eben der Mittelfuß und die Zehen hochgradig entwickelt, während der rückwärtige Fußtheil geradezu reducirt erscheint. Wesentlich anders stellt sich dieses

Verhältnis beim Gorilla; derselbe ist bereits der Orthoskelie fähig, der Stütztheil des Fußes entwickelt sich daher sehr kräftig; der Talus und Calcaneus werden ganz besonders mächtig, während im Vergleich mit Orang der Zehentheil (Greiforgan) sich nicht in dem Maße entwickelt. Der das Sprunggelenk konstituirende Theil der genannten Knochen entwickelt sich bei Gorilla sehr kräftig und dieses Verhalten spiegelt sich in der Proportion: die dorsale Fußlänge verhält sich zur plantaren wie 754 : 1000, oder die dorsale Fußlänge ist um $^1/_4$ kürzer als die plantare.

Der Fetus hält es in dieser Beziehung mehr mit Gorilla; seine dorsale Fußlänge beträgt im $3^1/_2$ Monat etwas weniger als $^3/_4$ der Fußlänge. Gegen das Ende des Fetallebens wächst nun die relative dorsale Fußlänge, weil auch die plantare Fußlänge gleichzeitig stärker zunimmt (s. pag. 113).

Unter den Affen besitzt Gorilla die größte plantare Fußlänge im Vergleich zur dorsalen; die plantare Fußlänge ist 1,31 (♂ bis 1,34 (♀) mal so lang als die dorsale. Der Grund davon liegt in der mächtigen Ausbildung der Sprunggelenkgegend beim Gorilla, in der großen Ausdehnung der hinter dem Vorderrand der Talusrolle liegenden Knochentheile, dem weiten Vorragen der Hacke. Bei Orang ist das Umgekehrte der Fall; seine plantare Fußlänge ist bloß 1,14mal so lang als die dorsale (s. oben). Beim Fetus herrscht im Allgemeinen ein Gorilla ähnliches Verhältnis; die plantare Fußlänge ist 1,34 bis 1,37mal so lang als die dorsale. Erst gegen das Ende der Fetalzeit wird die dorsale Fußlänge etwas länger im Vergleich zur plantaren, letztere ist bloß 1,23mal so lang als erstere. Auch beim Neugeborenen besteht im Mittel fast das gleiche Verhältnis (1,22); beim 1jährigen Kind ist die plantare Fußlänge nur mehr 1,17mal so lang als die dorsale. Es scheint diese Erscheinung zusammenzuhängen mit der Gewölbebildung des Fußes; die dorsale Fußlänge bildet ja den vorderen Schenkel des sagittalen Fußgewölbes, mit der Hebung des Gewölbescheitels wird er natürlich länger. Der Anstieg vom Ballen der Großzehe bis zum Gewölbescheitel beträgt beim Erwachsenen um 30°. Die Fußhöhe ist in kontinuirlichem Steigen begriffen. Setzt man dieselbe (Abstand des Mittelpunktes des Malleolus tibialis von der Sohle) beim Neugeborenen gleich 100, so beträgt sie am Ende des 21. Monats 150, im $7^1/_2$ Jahr 300, beim Erwachsenen 450 (nach Liharzik). Die Fußhöhe beträgt $^1/_{13}$ bis $^1/_{14}$ der Beinlänge (nach Langer). Beim Erwachsenen ist die plantare Fußlänge nahezu $1^1/_3$mal so lang als

die dorsale. — Es liegt mir aber fern, auf Grund dieser Untersuchungen über den Zeitpunkt der Gewölbebildung, über die Beziehungen zwischen dorsaler und plantarer Fußlänge zur Fußhöhe bestimmte Behauptungen aufzustellen, da mir für diesen Zweck zu wenig Material zu Gebote stand; nur auf Grund gewissenhafter Massenuntersuchungen könnte man es wagen, sichere Wachsthumsgesetze aufzustellen; in Ermangelung der ersteren kann man es höchstens versuchen mit größter Reserve Schlüsse zu ziehen, die einer Nachprüfung jedenfalls bedürfen.

Viele für den aufrechten Gang nothwendige Umgestaltungen des Fußskelettes erfolgen oft bereits während der ersten Lebensmonate, bevor noch die Rede von ihm ist. Sie entwickeln sich als physiologische Processe auch ohne aktive Unterstützung seitens des Individuums, wenn sie auch zweifellos durch diese früher ausgelöst und entschieden befördert werden.

Das gemeinsame und wichtigste Ergebnis der vorhergehenden Betrachtungen ist die Thatsache, dass das Längenverhältnis der Tibia und des Fußes bei den einzelnen Affen und in den einzelnen Phasen der menschlichen Entwicklung ein verschiedenes ist.

Gorilla ♂ und ♀ wie Hylobates concolor stehen in dieser Beziehung dem menschlichen Fetus wie auch dem Neugeborenen viel näher als dem Orang Utan. Der menschliche Fetus und der Neugeborene stehen in gleicher Beziehung dem Gorilla und Hylobates viel näher als dem Erwachsenen. Es besteht also ein tiefer Zusammenhang zwischen dem menschlichen Organismus in der Entwicklung und den beiden Anthropoiden (Gorilla und Hylobates) in der abgeschlossenen Ausbildung. Die kurze Tibia des Fetus hat gewiss auch einen hohen mechanischen Vortheil für die Geburt; würde sie im Vergleich zur Fußlänge relativ so lang sein wie beim Erwachsenen, so müsste sie beim Fetus aus der letzten Zeit um 29,6 mm länger sein. Während des uterinen Lebens ist die Tibia im Mittel 1,19mal so lang als die plantare Fußlänge (am Ende des Fetallebens sogar bloß 1,1mal); beim Erwachsenen hingegen ist sie 1,613mal so lang. Würde das letztgenannte Verhältnis auch beim Fetus aus der letzten Zeit der Schwangerschaft bestehen, so müssten die absoluten Maße lauten: Statt der wirklichen absoluten Länge der Tibia = 64 mm und des Fußes = 58 mm bei gleichbleibender Fußlänge 93,6 mm (= Tibia) oder bei gleichbleibender Tibialänge 39,6 mm = Fußlänge). Es müsste also die Tibia um fast 30 mm länger oder der Fuß um 18,4 mm kürzer sein,

wenn zwischen beiden das Verhältnis bestünde, welches wir beim Erwachsenen fanden. Mit der Verlängerung des Unterschenkels geht auch eine Verlängerung des Oberschenkels einher (s. unten). Während nun das Verhältnis der relativen Kürze der Tibia und der relativen Länge des Fußes beim Fetus und Neugeborenen eine auffallende Ähnlichkeit mit Gorilla ♂ und ♀ wie mit Hylobates concolor hat, erfolgt mit der Progression des Wachsthums eine Umgestaltung dieses Verhältnisses in dem Sinne, dass die Tibia viel erheblicher in die Länge wächst als der Fuß[1]. Die Zweckmäßigkeit dieser Einrichtung der längeren Tibia für die raschere Fortbewegung des aufrechten Körpers bei gleichem Aufwand von Muskelkraft habe ich bereits oben (pag. 111) erwähnt.

Beim Fetus besteht zwischen der Tibia (T) und dem Fuße (F) das Längenverhältnis:

1) $T : F = 1{,}1 : 1{,}0$ (Fetus aus der letzten Zeit) beziehungsweise

2) $T : F = 1{,}19 : 1{,}0$ (durchschnittliches Verhältnis im Embryonalleben)

3) $T : F = 1{,}613 : 1{,}0$ (Erwachsener).

Bei Persistenz des fetalen Zustandes müssten beim Erwachsenen die thatsächlichen absoluten Längen der Tibia (370 mm) und des Fußes (229 mm) lauten: Tibia = 252(1) bezw. 273 mm(2) bei gleichbleibender Fußlänge. Würde aber der Fuß beim Erwachsenen im Verhältnis zur Tibia gerade so lang sein wie beim Fetus, so müssten seine absoluten Werthe statt 229 mm lauten: 336(1) bezw. 311 mm(2). Es würde also beim Erwachsenen bei gleichbleibender Fußlänge von 229 mm die Tibia um 97 bezw. um 118 mm kürzer sein als sie es in der That ist, oder bei gleichbleibender Tibialänge von 370 mm müsste der Fuß um 107 bezw. 82 mm länger sein als er faktisch ist, wenn zwischen der Tibia und dem Fuße das gleiche Längenverhältnis bestünde wie beim Fetus aus der letzten Zeit(1) bezw. wie im Durchschnitt während des Embryonallebens(2). Beim Neugeborenen beträgt die Tibialänge im Mittel 91,8 mm, die Fußlänge 77,7 mm; letztere beträgt somit $^{85}/_{100}$ der ersteren. Bestünde dieses Verhältnis auch beim Erwachsenen, so müsste bei der Tibialänge von 370 mm die Fußlänge nicht 229, sondern 314,5 mm (um 85,5 mm mehr) betragen oder bei der Fußlänge von 229 mm müsste die Tibialänge (statt 370 mm) 260 mm id est um 101 mm weniger betragen. Beim

[1] Die Tibia nimmt im Laufe des Wachsthums auch am Querschnitt viel intensiver zu als die Fibula.

Erwachsenen beträgt die Fußlänge $^{62}/_{100}$ der Tibialänge; bestünde dieses Verhältnis beim Neugeborenen, so müsste bei der Tibialänge von 91,8 mm die Fußlänge nicht 77,7, sondern 56,9 mm, id est um 20,6 mm weniger betragen; bei der Fußlänge von 77,7 mm müsste die Tibia nicht 91,8 mm, sondern 125,3 mm, id est um 33,5 mm mehr betragen. Die Zahlen reden deutlicher als es Worte vermögen. Diese auffällige Differenz der Dimensionen in den verschiedenen Lebensphasen ist begründet in der erhöhten Wachsthumsintensität der Tibia gegenüber der verminderten Wachsthumstendenz des Fußes, beides ein Produkt der Orthoskelie (s. unten). Bezüglich der Fibula ist zu bemerken, dass sie bei den Affen durchwegs kürzer ist als die Tibia; der Längenunterschied ist, wie aus der Tabelle auf pag. 108 hervorgeht, nicht unbeträchtlich; bei Cynocephalus beträgt er 9 mm, bei Orang Utan 22 mm, bei Hylobates 5 mm, bei Gorilla ♀ 24, ♂ 28 mm. Beim Menschen ist dieser Unterschied nie so bedeutend, weil der Malleolus fibularis sehr mächtig ist, was gleichfalls ein Resultat des aufrechten Ganges ist. Die Fibula ist beim Erwachsenen im Allgemeinen um circa 8 mm kürzer als die Tibia.

Bezüglich des Femur (Maßmethode s. pag. 107) ist bemerkenswerth, dass er bei jenen Primaten, welche des aufrechten Ganges nicht fähig sind, nur wenig länger ist als die Tibia; bei Cynocephalus ist er 1,09mal so lang als die Tibia, bei Orang nur 1,04mal. Bei jenen Primaten dagegen, die aufrecht gehen können, ist er viel länger. Dies wird deutlich durch die Zahl veranschaulicht. Bei Hylobates ist der Femur 1,19, bei Gorilla 1,26 (♀) bezw. 1,28 (♂)mal so lang als die Tibia. Beim Fetus, Neugeborenen und beim 1jährigen Kind ist der Femur 1,20mal so lang als die Tibia, beim $1^1/_4$-jährigen Kind sogar 1,25mal so lang, nun wächst die Tibia recht intensiv; der Femur ist beim 2jährigen Kind 1,19, beim 3jährigen Kind 1,18mal, beim $4^1/_2$jährigen Knaben 1,17 und beim 19jährigen Mann 1,13mal so lang als die Tibia. Der Unterschenkel wird um so länger, je mehr er zum aufrechten Gange benutzt wird[1]. Wenn es möglich wäre, einen Gorilla von früher Jugend an zum ausschließ-

[1] Nach Bälz sind die Beine der Japaner im Vergleich zum Rumpf sehr kurz. Während die Höhe des Beines beim Europäer weit größer ist als die Hälfte der Körperlänge, ist sie beim Japaner kürzer (diesen Zustand finde ich auch beim Neugeborenen). An der Kürze nehmen sowohl der Ober- wie der Unterschenkel Theil. Bei fast allen Japanern der höheren und mittleren Stände sind die kurzen Beine auch krumm. Dasselbe gilt von den Frauen. Als Ursache nimmt Bälz das japanische Sitzen und Kauern an.

lichen Gebrauche des aufrechten Ganges abzurichten, so würde auch bei ihm das Bein relativ länger werden als bei dem in der Wildnis lebenden Gorilla. Die Ausbildung der Proportionen steht unter dem Einflusse der Funktion der betreffenden Theile. (Bei Rechtshändern ist oft der rechte Arm länger als der linke. Bei Personen, welche stark mechanisch mit den Armen arbeiten, z. B. Matrosen, Arbeitern etc. sind nach RANKE die Vorderarme länger als bei den nicht mechanisch arbeitenden Klassen.)

Wir sehen die Tibia gerade in der Richtung am intensivsten wachsen, in welcher der mächtigste Druck des aufrechten Körpers wirkt. Beim Menschen wird in Folge des aufrechten Ganges die Körperlast von vier auf zwei Stützen verlegt; diese stehen daher gegenüber den Quadrupeden unter dem doppelten Druck. Denkt man sich den Menschen auf Händen und Füßen gehend, so fällt der Rücken von hinten nach vorn bei gestreckten Beinen ab, weil die unteren Extremitäten viel länger sind als die oberen. Bei den Affen ist es gerade umgekehrt: die Arme sind länger als die Beine, der Rücken fällt von vorn nach hinten ab, der Kopf steht höher als das Rumpfende. Im fetalen Leben sind die oberen Extremitäten gleich lang oder sogar noch etwas länger als die unteren. Beim Neugeborenen ist die obere Extremität an Länge noch nicht bedeutend von der unteren verschieden. Die Tragsäulen des Körpers sind beim Neonatus relativ noch lange nicht so groß wie beim Erwachsenen. Unter den Primaten haben jene die längsten Beine, die bereits aufrecht gehen können, id est Hylobates und Gorilla. Beim erwachsenen Menschen sind nun die Beine länger als bei allen vorher genannten. Die Hände bekommen die vollständige Freiheit der Bewegung und werden durch den aufrechten Gang indirekt zu jener vollendeten Ausbildung erhoben, die für den Menschen typisch ist. SCHAAFHAUSEN nennt mit Recht den aufrechten Gang den »ersten Schritt zur Kultur«.

Bezüglich des Längenwachsthums der Tibia mögen einige Worte gestattet sein. Über die Beziehungen zwischen Epiphysenbildung und Knochenwachsthum ist schon viel debattirt und u. A. die Behauptung aufgestellt worden, die Epiphyse wirke wie ein Schutzknorpel oder Schutzknochen zwischen Gelenk und Diaphyse, indem sie den Effekt des Druckes, der beide gegen einander presst, geradezu unwirksam macht und somit das Hindernis beseitigt, das dem Längenwachsthum der Diaphyse entgegensteht. Eine einfache mechanische Vorstellung macht diese Ansicht hinfällig, denn die Last, die

auf einer Unterlage ruht, muss auf diese den gleichen Druck ausüben, ob sie nun direkt oder durch ein Zwischenstück getrennt, auf dieselbe einwirkt. Die Epiphyse spielt hingegen die Rolle der ständigen Producentin von Knochensubstanz. Es ist möglich, dass der Druck, unter dem die Röhrenknochen stehen, als »trophisch funktioneller Reiz« wirkt, gerade in seiner Richtung am mächtigsten zu wachsen. Nach meinen Tabellen wächst die stärker belastete Tibia intensiver in die Länge als der Femur. Auf größeres Material ausgedehnte Untersuchungen sind nothwendig, um diese Beobachtung zu prüfen und zu verwerthen. Von nicht zu unterschätzender Bedeutung für das Knochenwachsthum ist der Zug, den die Muskulatur ausübt. Im ersten Theile der Arbeit habe ich den Einfluss derselben auf die Hacke nachzuweisen gesucht, die unter der Zugwirkung der Waden- und Sohlenmuskulatur steht. Die Tibia wird von den Oberschenkelmuskeln nach oben gezogen, während die langen Fußmuskeln sie nach unten ziehen. Der Muskel- und Bänderzug erhöht sicherlich das Knochenwachsthum in der Zugrichtung. Ich kann auf diese so äußerst interessante Frage nach der Ursache des Knochenwachsthums in der Zug- oder Druckrichtung nicht näher eingehen, da sie außerhalb der Grenzen dieser Arbeit liegt. — Bei den Affen steht ferner der Unterschenkel nicht in der Richtung des Oberschenkels, sondern in Beugestellung zu ihm; das Knie kann nicht völlig gestreckt werden, wegen der weit auf den Unterschenkel sich erstreckenden Muskulatur.

Bezüglich der verminderten Wachsthumstendenz des Fußes in die Länge drängt sich vor Allem die Frage auf, ob dieselbe die Abschnitte des Fußskelettes gleichmäßig betrifft oder nicht. Zu diesem Behufe betrachten wir jede der drei Hauptabtheilungen des Fußes für sich und beginnen mit der Darstellung der Dimensionen des

Tarsus.

Die Fußwurzel geht nach oben mit dem Unterschenkel ein Winkelgelenk ein, nach vorn mit dem Mittelfuß eine Amphiarthrose; die hintere Reihe der Fußwurzelknochen bildet ein kombinirtes Gelenk, während die vordere (Kahn-, Keil- und Würfelbein) amphiarthrotisch verknüpft ist. Bei den Affen ist die Exkursionsfähigkeit der Fußwurzelknochen in sich eine größere. — Als Tarsuslänge wurde der Abstand von der Articulatio cuneo-metatars. III bis

zur Rückfläche der Hacke gemessen. Die absoluten Längen der Fußwurzel sind in Millimetern angegeben; ihnen sind die relativen Werthe im Vergleich zur plantaren Fußlänge (= 1000) wie auch das Längenverhältnis beigefügt, in welchem der Tarsus zum übrigen Fußtheil, zum Os metatarsale III und zur Mittelzehe steht.

Verhalten des Tarsus (*T*) zum Os metatarsale III (*M*) und zur Mittelzehe (*Ph*).

	Absolute Länge			Relatives Verhältnis				
	Tarsus (*T*)	Os metatars. III (*M*)	Mittel-Zehe (*Ph*)	*T* : *Ph* *Ph* = 100	*T* : *M* *M* = 100	*T* + *M* : *Ph* *Ph* = 100	*T* : *M* + *Ph* *T* = 100	*T*: Fußlänge = 1000
Orang Utan	85	99	134	63 : 100	86 : 100	137 : 100	100 : 274	281 : 1000
Hylobates concolor	33	35	48	69 : 100	94 : 100	142 : 100	100 : 252	277 : 1000
Cynocephalus Bab.	55	50	51	108 : 100	110 : 100	206 : 100	100 : 184	355 : 1000
Gorilla ♀	83	65	74	112 : 100	128 : 100	200 : 100	100 : 167	409 : 1000
- ♂	117	80	85,5	137 : 100	133 : 100	239 : 100	100 : 141	445 : 1000
Fetus 3½ Monate	7,3	5	3,8	192 : 100	146 : 100	324 : 100	100 : 121	442 : 1000
- 5 -	12	8,5	6,5	184 : 100	141 : 100	315 : 100	100 : 125	436 : 1000
- 7 -	19	13	9	211 : 100	146 : 100	356 : 100	100 : 116	442 : 1000
- Schlusszeit	28	18	12	233 : 100	156 : 100	383 : 100	100 : 107	482 : 1000
Neonatus	37	23	16	231 : 100	161 : 100	375 : 100	100 : 103	507 : 1000
-	38	25	17	224 : 100	152 : 100	371 : 100	100 : 111	521 : 1000
-	38	24	16,5	230 : 100	158 : 100	376 : 100	100 : 107	487 : 1000
-	38,5	26	17	226 : 100	148 : 100	379 : 100	100 : 112	469 : 1000
Kind 1 Jahr	44	26	19	232 : 100	169 : 100	368 : 100	100 : 102	506 : 1000
- 1¼ -	48	30	21	229 : 100	160 : 100	371 : 100	100 : 106	505 : 1000
- 3 -	49	31	20	245 : 100	158 : 100	400 : 100	100 : 104	505 : 1000
Knabe 2 -	51	32	23	222 : 100	159 : 100	361 : 100	100 : 108	505 : 1000
- 4½ -	64	35	26	246 : 100	183 : 100	381 : 100	100 : 95	529 : 1000
Mann 19 -	115	70	48	239 : 100	164 : 100	385 : 100	100 : 103	535 : 1000
- erwachsen	120	70	47	255 : 100	171 : 100	404 : 100	100 : 97,5	524 : 1000

Wie die Betrachtung der vorstehenden Tabelle (letzte Kolonne) lehrt, verhält sich die Länge des Tarsus zu jener des Fußes bei den einzelnen Primaten sehr verschieden. Orang Utan wie Hylobates concolor besitzen eine sehr kurze schmächtige Fußwurzel; sie beträgt nur $^{2,8}/_{10}$ der Fußlänge; Cynocephalus hat bereits einen längeren Tarsus ($^{3,5}/_{10}$ der Fußlänge); die mächtigste und längste Fußwurzel hat jedoch Gorilla, beim ♀ beträgt die Länge der Fußwurzel $^{4,1}/_{10}$, beim ♂ $^{4,4}/_{10}$. Das Weibchen bekundet auch in der

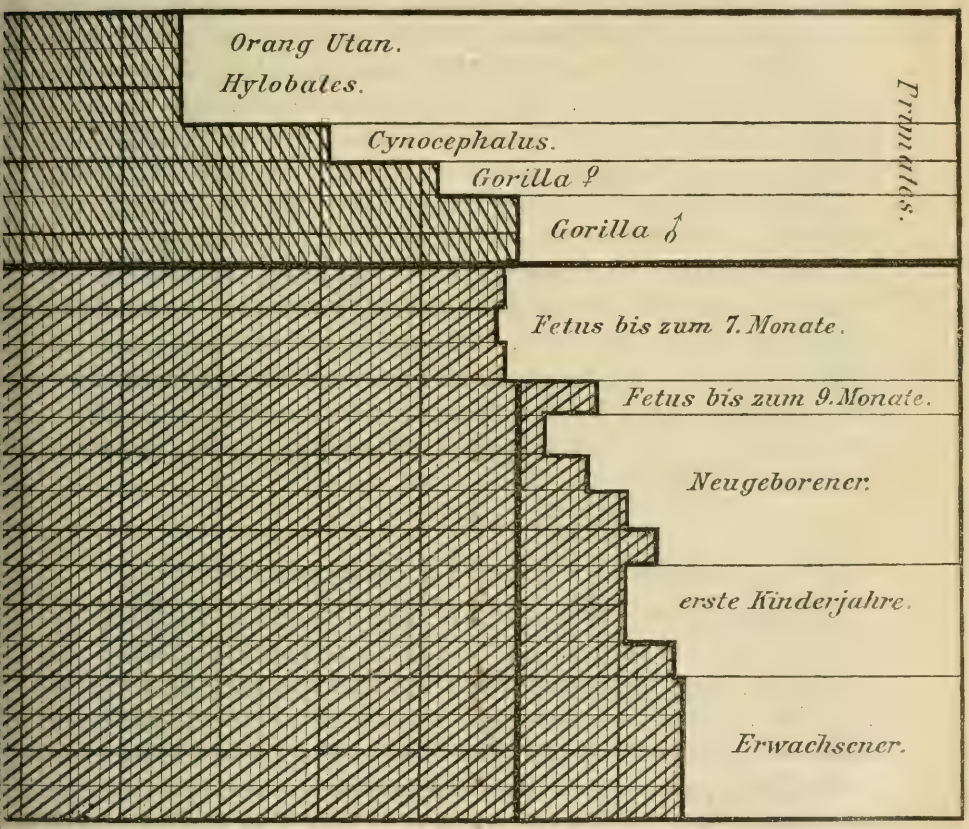
Entwicklung des Tarsus sein konservativeres Verhalten, während das Männchen sich eher dem Zustand des Menschen nähert. Was Ranke vom Menschen sagt, dass das Weib in Bezug auf die Körperproportionen »auf einem individuell weniger entwickelten, im entwicklungsgeschichtlichen Sinne niedrigeren Entwicklungsstandpunkte steht« als der im Allgemeinen mechanisch thätigere Mann, können wir auch auf Gorilla anwenden. Das Weibchen steht auf einem tieferen Entwicklungsstandpunkte als das Männchen. Die größere mechanische Arbeitsleistung der Fußwurzel beim Männchen bewirkt auch eine vollendetere Ausbildung derselben.

Die Unterschiede, die also unter den Affen selbst in Bezug auf die Längenentfaltung des Tarsus bestehen, sind sehr bedeutend. Die relative Längendifferenz zwischen dem Tarsus des Gorilla ♂ und des Orang Utan beträgt 164 Theile der als 1000 angesetzten Fußlänge, zwischen ersterem und Hylobates 168, zwischen Gorilla ♂ und Cynocephalus 90, zwischen beiden Gorillas 34 Einheiten. Der Fetus aus dem $3^1/_2$ Monate zeigt nun eine ganz evidente Ähnlichkeit in Bezug auf die Längenausdehnung des Tarsus mit Gorilla ♂: seine Fußwurzel beträgt nämlich 442 Einheiten der Fußlänge (= 1000) gegenüber Gorilla ♂ = 445, Gorilla ♀ 409. Gorilla steht somit dem Fetus viel näher als dem Hylobates, Orang und Cynocephalus. Die relative Tarsuslänge des Fetus ist aber um 82 Einheiten ($^1/_{12}$ der Fußlänge) kürzer als jene des Erwachsenen (442 : 524); der Fetus aus dem genannten Stadium steht also seinerseits hierin dem Gorilla ♂ näher als dem Erwachsenen. Der Tarsus behält nun die gleiche relative Länge bis gegen den 7. Fetalmonat, von da ab beginnt er intensiver zu wachsen, so dass er es bald auf 482 Einheiten bringt. Beim Neugeborenen beträgt die relative Tarsuslänge im Mittel 493 (Schwankungsbreite zwischen 469 und 521), in den ersten Kinderjahren um 505, beim $4^1/_2$jährigen Knaben 529; diese Länge des Tarsus verharrt nun auch in der weiteren Entwicklung (abgesehen von geringen individuellen Schwankungen), so dass also die Tarsuslänge die gleiche oder sogar etwas größere Hälfte der Fußlänge ausmacht[1]. Nebenstehende Figur veranschaulicht das Verhalten der relativen Tarsuslänge in den verschiedenen Gruppen.

[1] Beim Japaner findet Lucae den Tarsus kürzer als beim Europäer. Bei einer peruanischen Mumie (cf. pag. 67) fand ich den Tarsus 96 mm lang; die Tibialänge betrug 325 mm, Os metat. I sammt der Großzehe gleichfalls 96 mm. Die übrigen Zehen waren defekt.) Der Tarsus war bei der Mumie im Verhältnis zur Tibia (= 1000) kürzer als beim Europäer (295 : 1000 gegenüber 324 : 1000).

Klar und unzweideutig ergeht aus ihr, wie hoch der Tarsus des Gorilla in Bezug auf seine Länge über dem des Orang, Hylobates und Cynocephalus steht, der Aufstieg ist steil. Ferner stellt diese Figur das Verhalten der Tarsuslänge beim Menschen deutlicher dar als es Worte vermögen. Die relative Tarsuslänge bis zum 7. Monate steht auf gleicher Stufe mit dem Gorillatarsus; von da ab wächst

Fig. 27 (Schema).



Relative Tarsuslänge (schraffirt) im Vergleiche zur Fußlänge.

der menschliche Tarsus stärker in die Länge, erhebt sich über die ursprüngliche Stufe und erreicht endlich beim $4^1/_2$jährigen Knaben die höchste Länge, die nun weiterhin keiner eingreifenden Änderung unterliegt. Die Tarsuslänge des Gorilla ♂ differirt ferner von jener des Erwachsenen nicht halb so stark als von jener des Orang und Hylobates (79 : 164 bezw. 168). Auch dieses Verhalten der Tarsus- zur Fußlänge erfüllt vollkommen Huxley's Gesetz, wonach die körper-

lichen Unterschiede in der Organisation des Menschen und der uns bekannten höchst entwickelten Affen viel geringer sind als die entsprechenden Unterschiede in der Organisation der höheren und niederen Affen. Diesem Gesetze möchte ich noch für unseren Fall hinzufügen, dass die körperlichen Unterschiede in der Organisation des Fetus und der uns bekannten höchstentwickelten Affen (Gorilla) geringer sind als die entsprechenden Unterschiede zwischen den genannten Affen und dem Erwachsenen. Würde das Längenverhältnis des Tarsus während der ganzen Entwicklungsdauer das gleiche sein, so müssten die absoluten Werthe der Tarsuslänge beim Erwachsenen wesentlich anders lauten. Wir fanden beim Erwachsenen die Fußlänge = 229 mm = 1000, die Tarsuslänge = 120 mm = 524. Bestünde noch das Verhältnis aus dem früheren Fetalleben (442 : 1000), so müsste bei einer absoluten Länge des Fußes von 229 mm die Tarsuslänge 101 mm, id est um 19 mm weniger betragen.

Bevor ich auf die Ursache des erhöhten Längenwachsthums des Tarsus eingehe, will ich noch sein Verhältnis zu den übrigen Fußabschnitten näher beleuchten. Ich verweise diesbezüglich auf die Tabelle pag. 123, welche die absoluten Längen der Fußwurzel, des Os metatarsale III und der Mittelzehe, ferner das Längenverhältnis des Tarsus zu den beiden anderen Fußabschnitten wie zur ganzen Fußlänge enthält.

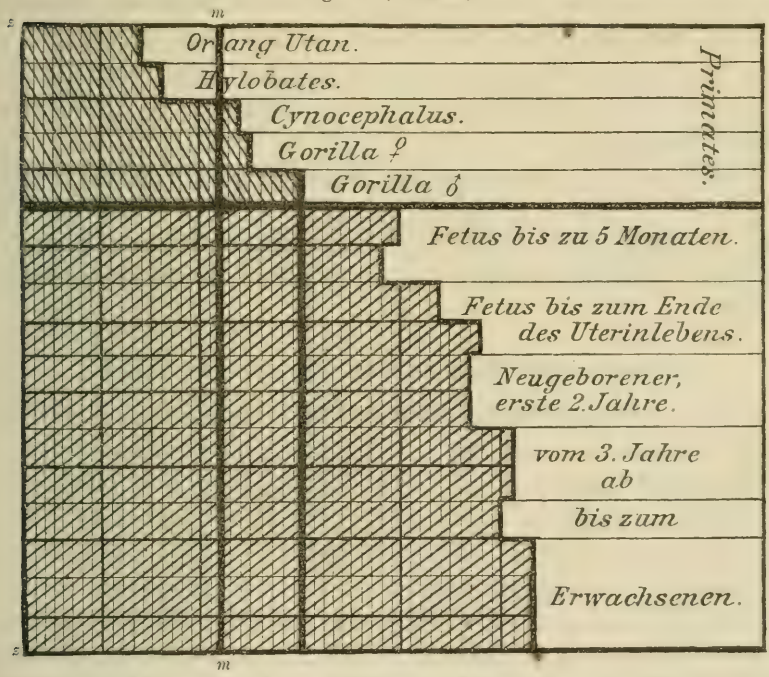
Längenverhältnis des Tarsus zur Mittelzehe.

Dasselbe ist sehr vielsagend; dienen ja die beiden Fußabschnitte verschiedenen Funktionen. Auf den rückwärtigen Fußabschnitt, die Fußwurzel, wird die ganze Last des Körpers übertragen, während der vordere, der Zehentheil, bei den Affen der Greiffunktion fähig ist. Es entwickelt sich jener Theil stärker, dessen Inanspruchnahme überwiegt. — Als Länge der Mittelzehe wurde die Summe der Längen ihrer Phalangen gemessen. Orang Utan hat sehr lange Zehen und dabei einen sehr kurzen Tarsus. Es ist das als ein Produkt seiner Lebensweise aufzufassen; behend klettert er von Baum zu Baum, umfasst und umklammert mit seinen Füßen Äste etc. Seine Lebensweise als Baumaffe bedingt die geringe Ausbildung der Fußwurzel; diese ist bedeutend kürzer als die dritte Zehe (63 : 100); Hylobates hat gleichfalls noch einen viel kürzeren Tarsus als die Mittelzehe (69 : 100); auch er ist vorzüglich Kletteraffe. Bei Cynocephalus dagegen hat die Tarsuslänge bereits die Zehenlänge über-

schritten; die Paviane sind echte Erdthiere (Brehm). Bei Gorilla ist der Tarsus gleichfalls länger als die Mittelzehe; das ♂ ist in dieser Beziehung viel vorgeschrittener als das ♀ (137 : 100 gegenüber 112 : 100); die Fußwurzel des Gorilla ♂ ist mehr als $^4/_3$ mal so lang als die Mittelzehe, bei Orang Utan ist sie kaum $^2/_3$ mal so lang als die letztere.

Beim Fetus ist nun der Tarsus im Vergleich zur Mittelzehe relativ länger als beim Gorilla ♂, doch noch bedeutend kürzer als beim Erwachsenen. Setzt man die Mittelzehe gleich 100, so beträgt beim Gorilla ♂ die Tarsuslänge 137, beim Fetus von $3^1/_2$ Monat 192,

Fig. 28 (Schema).



Das Längenverhältnis des Tarsus (schraffirt) zur Mittelzehe. — Die Länge der letzteren ist durch den Theil links von dem ersten dicken Querstrich (*m m*) markirt (*mz*).

beim Fetus von 5 Monaten 184, beim Erwachsenen 255. Leider konnte ich wegen Mangel brauchbarer Objekte die Frage nicht entscheiden, wie sich das Längenverhältnis des Tarsus vor dem $3^1/_2$ Monate gestaltet. Von der zweiten Hälfte des Fetallebens ab ist die Wachsthumstendenz des Tarsus in die Länge eine sehr intensive; im 7. Monate ist der Tarsus bereits mehr als doppelt so lang wie die Mittelzehe und am Ausgange des Fetallebens ist er sogar $2^1/_3$ mal so lang als diese. Dieses Verhalten besteht auch mit geringen Abweichungen

beim Neugeborenen wie auch in den zwei ersten Kinderjahren (222 bis 232); beim 3- und $4^1/_2$jährigen Knaben ist der Tarsus noch etwas länger (245), welches Verhalten weiterhin keiner eingreifenden Änderung unterliegt. Der aufrechte Gang ist bereits konsolidirt; beim Erwachsenen ist der Tarsus ungefähr $2^1/_2$mal so lang als die Mittelzehe.

Bestünde noch beim Erwachsenen das gleiche Längenverhältnis des Tarsus zur Mittelzehe wie beim $3^1/_2$monatlichen Fetus = 192 : 100, so müssten die thatsächlich gefundenen absoluten Werthe des Tarsus = 120 mm und der Mittelzehe = 47 mm lauten: bei gleich langer Mittelzehe müsste der Tarsus 90,24 mm betragen, somit um fast 30 mm weniger; bei gleich langem Tarsus müsste die Mittelzehe 62,5 mm betragen, id est um 15,5 mm mehr. Nun erfolgt aber sowohl ein Überwachsthum des Tarsus wie ein Unterwachsthum der Zehe, und diese Umstände führen zur Bildung des Verhältnisses Tarsus : Mittelzehe = 2,5 : 1.

Auch aus der vorhergehenden Betrachtung können wir ersehen, dass die Unterschiede in der Organisation der Affen selbst sehr groß sind; der menschliche Fetus bis zum 5. Monate steht in Bezug auf die relative Tarsuslänge dem Gorilla ♂ näher als dieser dem Orang Utan.

Verhalten des Tarsus zum Os metatarsale III.

Auch in diesem Punkte differiren die einzelnen Affen unter einander in hervorragendem Maße. Der Tarsus des Orang Utan und des Hylobates concolor ist viel kürzer als der dritte Mittelfußknochen; bei ersterem besteht das Verhältnis 86 : 100, bei letzterem 94 : 100. Erst die Tarsuslänge des Cynocephalus übertrifft die Länge des Os metatarsale III (110 : 100); am längsten ist die Fußwurzel bei Gorilla, sie ist circa $1^1/_3$mal so lang als der dritte Mittelfußknochen. — Beim Fetus ist die Fußwurzel bereits länger als bei Gorilla, doch noch viel kürzer als beim Erwachsenen. Bis zum 7. Monate ist sie noch kaum $1^1/_2$mal so lang als der dritte Mittelfußknochen (im Mittel = 144 : 100, bei Gorilla ♂ 133 : 100). Gegen den Ausgang des Fetallebens wächst nun der Tarsus übermäßig, er wird mehr als $1^1/_2$mal so lang als der dritte Mittelfußknochen (156 : 100); fast das gleiche Verhältnis herrscht im Mittel beim Neugeborenen; beim $4^1/_2$jährigen Kind ist der Tarsus auffallend lang, das Os metatars. III kurz (183 : 100). Leider standen mir von dieser Entwicklungsstufe ab bis zum 19jährigen Mann keine für diese Prüfung geeigneten Objekte zur Verfügung; ich muss daher den Nachweis schuldig

bleiben, wie sich die Wachsthumsenergie des Tarsus während dieser Zeit verhält. Greifen wir die Hauptwerthe heraus, so finden wir somit:

	$T : M_3$
Orang Utan.	86 : 100
Gorilla	133 : 100
Fetus bis zum 7. Monat	144 : 100
Erwachsener	171 : 100

Auch in diesem Verhalten zeigt sich die große Verschiedenheit, die zwischen den Affen selbst besteht, wie die nahe Beziehung, die der Fetus zum Gorilla hat.

Tarsus plus Metatarsus im Verhältnis zum Zehentheil.

Das Verhältnis der Längenausdehnung der genannten Fußabschnitte bietet eine Übereinstimmung mit den vorhin gefundenen Resultaten. Bei Orang Utan ist der Tarsus (T) plus Os metatarsale III nur 1,37mal so lang als die Mittelzehe, bei Hylobates 1,42, bei Cynocephalus und Gorilla ♀ doppelt so lang, bei Gorilla ♂ 2,39mal so lang; somit sind die Unterschiede zwischen den Affen selbst recht erhebliche. Beim Fetus ist der Tarsus + Os metatarsale III bereits relativ viel länger als bei Gorilla, doch noch nicht so lang wie beim Erwachsenen. Greifen wir die Hauptwerthe heraus:

Orang Utan	$T + M_3 : Ph = 137 : 100$	Ph = Summe der Phalangen der Mittelzehe.
Gorilla	$T + M_3 : Ph = 239 : 100$	
Fetus $3^1/_2$ Monat	$T + M_3 : Ph = 324 : 100$	
Erwachsener	$T + M_3 : Ph = 404 : 100$	

Von der zweiten Hälfte des Fetallebens an wächst der Tarsus sehr intensiv; im 7. Monate ist der $T + M_3$ bereits $3^1/_2$mal so lang als die Mittelzehe; am Ende des Fetallebens sogar 3,8mal so lang; beim Neugeborenen wie in den ersten Kinderjahren besteht ungefähr das gleiche Verhältnis; beim 3jährigen Knaben ist der $T + M_3$ viermal so lang als die Mittelzehe, und dieser Zustand besteht auch beim Erwachsenen. — Endlich kommen wir zum Verhältnis der Länge des Tarsus zu der des übrigen Fußes (Os metatarsale III plus Mittelzehe).

Bei sämmtlichen untersuchten Primaten erwies sich der Tarsus zwar als kürzer wie der übrige Fußabschnitt, doch bei den einzelnen Affen in sehr verschiedenem Maße. Setzt man die Tarsuslänge gleich 100, so beträgt der übrige Fußabschnitt bei Orang 274, bei Hylobates

252, bei Cynocephalus 184, bei Gorilla ♀ 167, bei Gorilla ♂ 141. Diese knappen Zahlen beweisen die großen Unterschiede in der Reihe der Affen selbst. Der Fetus bis zum 5. Monate ist von Gorilla ♂ eben so weit entfernt als vom Erwachsenen, er steht in der Mitte zwischen beiden. Die Mittelzehe plus Os metatarsale III ist beim Fetus von $3^1/_2$ Monaten 1,21 mal so lang als der Tarsus, beim Fetus von 5 Monaten 1,25 mal, beim Erwachsenen 0,98 mal. Im 7. Fetalmonate ist der Tarsus bereits recht mächtig, das Verhältnis $T : M + Ph$ lautet 100 : 116, am Ende des Fetallebens 100 : 107. Dieses Verhältnis ändert sich nicht wesentlich im weiteren Verlaufe der Entwicklung. Beim Erwachsenen endlich ist der Tarsus eben so lang oder sogar unbedeutend länger als der übrige Fußtheil, während er beim Fetus bis zum 5. Monate kürzer war.

Der Tarsus plus Os metatarsale III plus Mittelzehe ist natürlich länger als die plantare Fußlänge (Abstand vom Stützpunkt der Hacke bis zur Spitze der Mittelzehe), weil letztere nur die Sehne darstellt, über der sich der Gewölbebogen, aus den genannten Abtheilungen bestehend, aufbaut. Beim Erwachsenen fand ich die Summe ($T +$ Os metatarsale III + Mittelzehe) = 237 mm, die plantare Fußlänge = 229 mm.

Ergebnis und Allgemeines. Das Verhalten der Tarsuslänge sowohl zur Länge des ganzen Fußes wie seiner einzelnen Theile unterliegt bei den Affen selbst hochgradigen Verschiedenheiten. Gorilla ♂ ist in dieser Beziehung von Orang Utan weiter entfernt als vom Menschen in seinen frühen Entwicklungsstufen (bis zum 5. Fetalmonat). Der Fetus bis zu dem genannten Stadium ist dem Gorilla ♂ in dieser Beziehung näher als der Erwachsene. Beim erstgenannten ist die Fußwurzel relativ noch nicht so lang, die Zehen relativ noch nicht so kurz wie beim Erwachsenen. Im weiteren Verlaufe der fetalen und extra-uterinen Entwicklung findet ein Überwachsthum des Tarsus und ein Unterwachsthum bezw. eine Reduktion der Phalangen statt. Im Fuße vereinigen sich zwei Hauptfunktionen: die eine ist die Stützfunktion, welche vorzüglich die Fußwurzel zu erfüllen hat; die andere ist die Greiffunktion, die die Sache der Zehen ist. Bei den Affen prävalirt nun die letztere, daher ist auch der Zehentheil bei ihnen besser entwickelt als beim Menschen. Der Stützapparat tritt aber bei ihnen gegenüber dem Greifapparat in den Hintergrund. Erst bei jenen Affen, die den aufrechten Gang noch am ehesten im menschlichen Sinne auszuüben befähigt sind, vor Allem bei Gorilla, ist der Tarsus entsprechend seinem erhöhten

Gebrauch mächtiger entwickelt. In dieser Beziehung differirt daher Gorilla sehr erheblich von den Baum- und Kletteraffen. Der menschliche Fetus bietet nun viele gorillaähnliche Verhältnisse; der Tarsus ist noch relativ nicht so kräftig wie beim Erwachsenen, der Zehentheil ist dagegen relativ länger als bei diesem. Je mehr sich nun der Fetus dem Ende des Uterinlebens nähert, desto mehr erlöschen diese Unterschiede, desto mehr entfernt er sich von Gorilla und desto mehr nähert er sich dem Erwachsenen, so dass die dimensionalen Unterschiede zwischen diesem und dem Neugeborenen nicht mehr sehr bedeutend sind. Wie weit man aus dieser Betrachtung darauf schließen kann, dass die Dimensionen der einzelnen Fußabschnitte des Fetus bis zum 5. Monate mehr gorillaähnlich sind als die der folgenden Entwicklungsstufen, will ich an dieser Stelle nicht mit Sicherheit entscheiden. Es muss ausgedehnteren Untersuchungen anheimgestellt werden, die Richtigkeit dieser relativ wenigen Messungen zu erhärten, weil sich erst bei sehr zahlreichen Untersuchungen die gewonnenen Resultate aus dem Niveau der Wahrscheinlichkeit zu jenem der Gesetzmäßigkeit erheben können. Es ist möglich, dass die Greiffähigkeit der Zehen erst durch Jahrtausende langen Nichtgebrauch verloren gegangen ist. Wie weit man es aber durch zweckentsprechende Übung und Arbeit bringen kann, wie weit die im Fuße des Neugeborenen befindliche Anlage ausgebildet werden kann, beweisen jene Völkerschaften, bei welchen der Fuß noch zum Theile als Greiforgan benutzt wird (vgl. pag. 142 f.). Beim Europäer wird der Fuß ausschließlich als Stütz- und Bewegungsapparat des aufrechten Körpers benutzt, die ganze Last desselben ruht unmittelbar auf dem Tarsus. Dieser bildet ein massives Piedestal, eine sichere Stütze des Körpers, und als ein Produkt dieser Funktion ist seine mächtige Entfaltung aufzufassen; er nimmt in sämmtlichen Dimensionen zu, er wird länger, höher und breiter. So erklärt sich also

> das Überwachsthum des Tarsus aus der Plusfunktion des Stützapparates und das Unterwachsthum der vier letzten Zehen aus der ausgefallenen Funktion des Greifapparates.

Der Mittelfuſs.

Die Länge des Mittelfußes im Vergleiche zu der des ganzen Fußes unterliegt bei den Primaten wie auch in der ganzen Stufenfolge der menschlichen Entwicklung keinen durchgreifenden Änderungen.

Die einzelnen Mittelfußknochen sind verschieden lang, daher nehmen wir als Länge des Mittelfußes im Allgemeinen die des Os metatarsale III an. Gemessen wurde in der Achsenrichtung des Knochens der Abstand von der Konvexität des Capitulum bis zur Articulatio cuneo-metatarsea. Der Mittelfuß ändert sein Längenverhältnis im Vergleiche zur Fußlänge nicht bedeutend bei den einzelnen Gruppen, dagegen ändert er sein Längenverhältnis zu den beiden anderen Fußabtheilungen (Tarsus-Stützapparat und Zehen-Greifapparat) sowohl bei den Affen wie auch im Verlaufe der menschlichen Entwicklung in hohem Maße, und dies aus dem einfachen Grunde, weil sich die beiden anderen Fußabschnitte selbst in ihrer Wachsthumsintensität verschieden verhalten (der Tarsus wächst intensiver in die Länge als die Zehen). Das Verhältnis der Länge des Mittelfußes zu der des ganzen Fußes ändert sich daher nicht wesentlich, weil ja das, was durch die Reduktion der Phalangen an Länge verloren geht, durch das Überwachsthum des Tarsus wieder ausgeglichen wird. So beträgt z. B. das Verhältnis zwischen der Länge des Os metatarsale III und der

	des ganzen Fußes = 1000	der Mittelzehe = 100	des Tarsus = 100
bei Orang Utan	328 : 1000	74 : 100	116 : 100
bei Gorilla (♂ + ♀ Mittel) .	305 : 1000	91 : 100	72,5 : 100
beim Fetus von $3^1/_2$ Monaten	303 : 1000	131 : 100	68,5 : 100
beim Erwachsenen	306 : 1000	149 : 100	58 : 100

Der Mittelfuß erscheint somit im Vergleiche zur Mittelzehe beim Erwachsenen länger, im Vergleich zum Tarsus kürzer als beim $3^1{}_2$-monatlichen Fetus, im Vergleich zur Fußlänge selbst unverändert. — Nebenstehend eine Tabelle über die absoluten (in Millimetern) Längen der einzelnen Mittelfußknochen bei Primaten und beim Menschen. Den absoluten Längen ist auch der relative Werth im Vergleich zur Fußlänge = 1000 hinzugefügt (zweite Ziffer); ferner ist auch das Längenverhältnis des Os metatarsale III zur Mittelzehe (Summe der Phalangenlängen) = 100 angeführt. Das Längenverhältnis des dritten Mittelfußknochens zu seiner Zehe ist bei den Primaten ein ganz anderes als beim Menschen; bei den ersteren ist das Os metatarsale III durchwegs kürzer als die zugehörige Zehe, beim Menschen durchwegs länger. Unter den Affen selbst herrschen in dieser Beziehung große Verschiedenheiten. Setzt man die Summe der drei Phalangenlängen der Mittelzehe = 100, so beträgt die Länge des Os metatarsale III bei Orang 74, bei

Hylobates 73, bei Cynocephalus 98, bei Gorilla ♀ 88, bei Gorilla ♂ 94. Beim Fetus bis zum 5. Monate ist das Os metatarsale III bereits länger als die Mittelzehe (131 : 100); im weiteren Verlaufe der Entwicklung ändert sich dieses Verhältnis, indem die Wachsthumsenergie der Zehe eine geringere ist als die des Mittelfußknochens; am Ausgange des Fetallebens ist der dritte Mittelfußknochen

Absolute und relative Länge der Mittelfußknochen

(Fußlänge = 1000); Verhältnis des Os metatarsale III zur Summe der Phalangenlängen der Mittelzehe.

Name und Alter	Os metatarsale I abs.	I rel.	II abs.	II rel.	III abs.	III rel.	IV abs.	IV rel.	V abs.	V rel.	Os metatarsale III : Mittelzehe = 100
Orang Utan	52	172	99	328	99	328	94	311	91	301	74 : 100
Hylobates concolor	28	235	38	319	35	294	33	277	31	260	73 : 100
Cynocephalus Bab.	31	200	46	297	50	322	50	322	50	322	98 : 100
Gorilla ♀	49	228	67	311	65	307	63	293	69	321	88 : 100
- ♂	60	228	82	312	80	304	76	289	88	334	94 : 100
Fetus $3^1/_2$ Monate	4	242	5	303	5	303	—		—		131 : 100
- 5 -	7	254	8,5	309	8	291	8	291	8	291	130 : 100
- 7 -	11	256	13	302	13	302	12,5	290	13	302	144 : 100
- Schlusszeit	16	276	18	310	18	310	17	293	17	293	150 : 100
Neonatus	20	274	24	328	23	315	22	302	23	315	144 : 100
-	21	288	25	342	25	342	24	329	24	329	147 : 100
-	22	282	25	323	24	307	24	307	25	323	145 : 100
-	22	268	27	329	26	317	25	305	25	305	153 : 100
Kind 1 Jahr alt	22	268	27	329	26	317	25	305	26	317	137 : 100
- $1^1/_4$ - -	25	263	30	316	30	316	30	316	30	316	143 : 100
- 3 - -	27	278	31,5	325	31	320	31	320	30	309	155 : 100
- 2 - -	27	262	34	330	32	311	31	302	31	302	139 : 100
- $4^1/_2$ - -	31	256	35	289	35	289	34	281	34	281	135 : 100
Mann 19 - -	57	265	73	340	70	326	70	326	69	321	146 : 100
Erwachsener	60	262	78	341	70	306	67	293	64	280	149 : 100

bereits $1^1/_2$mal so lang als seine Zehe, und dieses Verhältnis bleibt mit individuellen Schwankungen auch in den folgenden Entwicklungsstadien bis zum Erwachsenen bestehen. Bestünde das oben genannte Längenverhältnis des Fetus aus dem 5. Monate auch beim Erwachsenen, so müssten die gefundenen absoluten Längen Os metatarsale III = 70 mm, Mittelzehe = 47 mm lauten: bei gleichbleibender Länge des Os metatarsale III müsste die Mittelzehe 54 mm

lang sein, id est um 7 mm länger als sie es in Wahrheit ist; sie erscheint somit in ihrer Längenentfaltung gegenüber dem Os metatarsale III reducirt. — Nun kommen wir zur Besprechung der einzelnen Mittelfußknochen.

Os metatarsale primum.

Dasselbe spielt eine bedeutende Rolle im aufrechten Gange; eine Hauptphase während des Gehaktes besteht nämlich in der Erhebung des Fußes in den Großzehenstand. Während dieses Momentes ruht der ganze Körper auf der Großzehe. Dieselbe ruht dabei flach auf dem Boden, während ihr Metatarsalknochen senkrecht steht (vgl. Fig. 30 pag. 148). Diese Stellung hat eine Ähnlichkeit mit der senkrechten Stellung des Unterschenkels zum Fuße, wie es z. B. beim Stehen auf den Sohlen der Fall ist. Die Übertragung der Körperlast auf die Großzehe geschieht durch die Vermittelung der Fußwurzelknochen (Sprung-, Kahn- und erstes Keilbein) und des ersten Metatarsalknochen, wie es H. von Meyer für den Großzehenstand nachgewiesen hat. Der Großzehensohlengang ist nach ihm als der normalste anzusehen. Der erste Metatarsalknochen ist seiner Funktion durch die starke Entwicklung in allen Dimensionen, besonders aber in der Querschnittsausdehnung gewachsen. Während er beim Menschen die Übertragung der Körperlast auf die Großzehe bei der Erhebung auf dieselbe vermittelt und an der Gewölbekonstruktion des Fußes einen hervorragenden Antheil nimmt, ist seine Funktion bei den Primaten eine wesentlich andere entsprechend der daumenartigen Funktion der Großzehe. Letztere beruht auf der Gelenkverbindung des ersten Keilbeins mit der Basis des Os metatarsale I. Huxley beschreibt die distale Fläche des inneren Keilbeins stark nach innen geneigt und »von Seite zu Seite konvex oder subcylindrisch. Der Mittelfußknochen der großen Zehe bietet dieser Gelenkfläche eine entsprechende Aushöhlung und ist ausgreifender Bewegung in Adduktion und Abduktion fähig«. Bei einem Orang aus Borneo (Berliner zoolog. Museum) war die distale Gelenkfläche des ersten Keilbeins Theil einer fast senkrecht gestellten Walze, im vertikalen Durchmesser nur ganz schwach gekehlt, im transversalen stark konvex, im ersteren doppelt so hoch als im letzteren. Die Konkavität war eigentlich nur lateral ausgesprochen. Die Oppositionsfähigkeit der ersten Zehe war ganz entschieden der Ad- oder Abduktion überlegen. Für den Japaner findet Lucae, dass die

vordere Fläche des inneren Keilbeins eine flache Rollfläche aufweist, die horizontal von der medialen zur lateralen Seite läuft und einen Radius von 27 mm hat, während er beim Europäer 36 mm groß ist. Beim Neugeborenen fand ich die distale Fläche des inneren Keilbeins im vertikalen Durchmesser konkav (die Konkavität nahm nach außen zu) und im transversalen konvex[1], im ersteren circa 2mal so lang als im letzteren. Aus diesem sattelförmigen Aufbau der Gelenkfläche leiten sich nun ihre mannigfach verzerrten Formen beim Erwachsenen her. Die Großzehe wird durch den Schuhdruck gewöhnlich in die Abduktionsstellung herübergedrückt und den anderen Zehen genähert. Öfters findet man beim Europäer die vordere Fläche des ersten Keilbeins in zwei Facetten geschieden. — Beim Japaner findet Lucae den ersten Mittelfußknochen medianwärts weiter von seinem Nachbar abgelenkt. — Bei einem Eingeborenen der Philippinen fand ich die distale Gelenkfläche des ersten Keilbeins deutlich in zwei Facetten geschieden: eine obere konvexere und eine untere flachere. Beide stießen unter einem, nach außen offenen, stumpfen Winkel zusammen. Am Os metatarsale I war das Negativ dieser Verhältnisse vorhanden (Breslauer anatom. Museum). Mitunter ist beim Europäer das erste Keilbein in zwei mit einander artikulirende Theile gespalten, was sowohl einals auch doppelseitig vorkommen kann (Berliner anatom. Museum).

Die relative Länge des Großzehenmetatarsus unterliegt bei den Affen selbst den größten Verschiedenheiten. Orang Utan hat einen äußerst kurzen und schmalen ersten Mittelfußknochen; dieser ist in sämmtlichen Dimensionen erheblich reducirt gegenüber seinen Nachbarn. Er beträgt nur $^{1,7}/_{10}$ der Fußlänge. Bei Cynocephalus beträgt die Länge des Os metatarsale I $^1/_5$ der Fußlänge; bei Hylobates wie bei Gorilla ♂ und ♀ etwas mehr, circa $^{2,3}/_{10}$ derselben. Beim Fetus von $3^1/_2$ Monaten beträgt die Länge des ersten Mittelfußknochens $^{2,4}/_{10}$ der Fußlänge; weiterhin wird der erste Mittelfußknochen noch länger, am Ende des Fetallebens beträgt er $^{2,7}/_{10}$ der Fußlänge; beim Neugeborenen herrscht ungefähr das gleiche Verhältnis (Schwankungsbreite $^{2,7}/_{10}$ bis $^{2,8}/_{10}$); in den ersten Kinderjahren besteht das Verhältnis $^{2,6}/_{10}$ bis $^{2,8}/_{10}$; beim Erwachsenen beträgt das Os metatarsale I ungefähr $^{2,6}/_{10}$ der Fußlänge; diese ist daher 3,8mal so lang als das Os metatarsale I (beim Fetus aus dem $3^1/_2$ Monat dagegen 4,1 mal

[1] Durch das pag. 70 angegebene Objektträgerverfahren kann die Form der Gelenkfläche noch deutlicher veranschaulicht werden.

so lang). — Aus der vorhergehenden Betrachtung ersehen wir, dass die Längenunterschiede des ersten Mittelfußknochens zwischen Orang Utan und Gorilla (56) ungleich viel bedeutender sind als die zwischen letzterem und Hylobates (7) wie auch die zwischen Gorilla und dem Fetus aus dem $3^1/_2$ Monate (14) und selbst dem Erwachsenen (34).

Eine nicht seltene Variation ist die Artikulation der Basis des ersten und zweiten Os metatarsale, welche durch die Adduktion des ersten Os metatarsale bewirkt wird. Diese letztere ist als ein Produkt des übermäßigen Schuhdruckes aufzufassen.

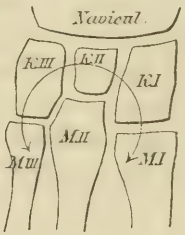
Der zweite Mittelfußknochen.

Seine relative Länge bewegt sich bei den Affen innerhalb der Werthe 328 als Maximum (bei Orang Utan) und 297 als Minimum (bei Cynocephalus). Dieser Unterschied ist im Verhältnis zu der gewählten Einheit (1000) nicht als bedeutend anzusprechen, dagegen ist das Längenverhältnis des ersten zum zweiten Mittelfußknochen bei den einzelnen Affen sehr verschieden (s. unten). Während der uterinen Entwicklung beträgt die Länge des zweiten Mittelfußknochens $^3/_{10}$ bis $^{3,1}/_{10}$ der Fußlänge; beim Neugeborenen im Mittel $^{3,3}/_{10}$; in den ersten Kinderjahren herrscht annähernd das gleiche Verhältnis (nur beim $4^1/_2$jährigen Knaben fand sich ein auffallend kurzer zweiter Metatarsalknochen; er betrug bloß $^{2,9}/_{10}$ der Fußlänge). Beim Erwachsenen beträgt endlich die Länge des Os metatarsale II $^{3,4}/_{10}$ der Fußlänge; es übertrifft somit in Bezug auf die Länge das Os metatarsale II der Primaten und des Fetus.

An dieser Stelle will ich eine Bemerkung bezüglich des Aufbaues des Fußgewölbes einschalten. H. von Meyer unterschied am Fuße in statischer Beziehung den Apparat für den Sohlenstand, gebaut nach dem Grundsatze des bow-string-Gewölbes und gebildet durch das Os metatarsale III, das Os cuneiforme III, das Würfel- und Fersenbein und ergänzt durch das Kahnbein und Sprungbein. Die beiden äußeren Metatarsalknochen (IV und V) wirken nach H. von Meyer als äußere, die beiden inneren Ossa metatars. (II und I) mit den zugehörigen Keilbeinen als innere Seitenstützen des Grundgewölbes. Meyer hält somit den dritten Mittelfußknochen als vorderen Schenkel des Grundgewölbes und seinen medialen Nachbar als innere Seitenstütze. Es lassen sich triftige Einwendungen gegen diese Anschauung geltend machen. Betrachtet man ein normales,

auf ebener Unterlage ruhendes Fußskelet (Gelenkpräparat), so fällt der zweite Mittelfußknochen durch mehrere Eigenschaften auf. Er ist vorerst viel länger als der dritte (um 3 bis 8 mm); er ist fernerhin auch in den übrigen Dimensionen etwas stärker als sein äußerer Nachbar, besonders das Capitulum ist namentlich in der Breitenausdehnung besser entwickelt. Das Os metatarsale II dringt weiter nach vorn vor als sein lateraler Nachbar, er schiebt die zweite Zehe vor und bewirkt dadurch, dass sie mitunter länger erscheint als die erste, während ihre wahre Länge in der Regel hinter jener der Großzehe zurücksteht. Rückwärts bilden die drei Keilbeine förmlich eine knöcherne Pfanne für die Basis des Os metatarsale II. Das mittlere Keilbein tritt durch seine Kürze zurück, die beiden anderen springen vor und bilden dadurch eine förmliche Klammer, in der der zweite Metatarsalknochen festgehalten wird[1]. Das Ectocuneiforme stößt mit dem zugehörigen Mittelfußknochen medial unter stumpfem Winkel zusammen. Entsprechend diesem winkeligen Zusammenstoß der Gelenkflächen am dritten Keilbein und seinem Mittelfußknochen ist auch die zugehörige äußere Fläche der Basis des Os metatarsale II geknickt, der First steht senkrecht und sieht gerade in den Gelenkspalt zwischen den beiden erstgenannten Knochen. Auch auf der medialen Seite konnte ich zwischen den proximalen Theilen des ersten und zweiten Mittelfußknochens nicht selten eine gelenkige Verbindung nachweisen. Durch den dorsalen und plantaren Bänderzug wie durch die Muskelspannung werden die vier Knochen, mit denen das Os metatarsale II artikulirt, beim aufrechten Stande an einander gerückt und dadurch wird es starr und unverschiebbar in seiner Lage festgehalten. — Ferner fällt bei der Betrachtung des Fußskelettes auf, dass der eigentliche Scheitel des Fußgewölbes nicht durch den dritten, sondern durch den zweiten Mittelfußknochen gebildet wird und dass die beiden Nachbarn tiefer stehen. Das Fußgewölbe ist innen höher gespannt als außen; die innere Partie des Fußes ist massiver und konkaver als die äußere und von ihr wird auch die Hauptlast des Körpers getragen. Bei den Primaten ist die

Fig. 29.



[1] Auch beim Embryo von 23 mm Scheitel-Steißlänge drang der zweite Mittelfußknochen tiefer in die Fußwurzel vor als die benachbarten; er war ferner von dem daumenartig kurzen und abducirten Os metatars. I durch einen größeren Zwischenraum geschieden als von dem Os metatars. III.

Gewölbekonstruktion des Fußes nicht so ausgebildet; auch beim Neugeborenen ist noch lange nicht jener Zustand erreicht, wie er für den Erwachsenen charakteristisch ist. Die Gewölbebildung ist noch nicht sehr ausgesprochen. Die Mittelfußknochen liegen noch fast in einer Ebene. Erst späterhin erfolgt aus der supinirten Stellung die pronirte, die Zusammenziehung des Fußes zu einem Gewölbe, der innere Fußrand und mit ihm der Metatarsus I wird gesenkt und der zweite Mittelfußknochen bildet den Scheitel des Gewölbes. Die Gewölbebildung tritt auch ohne die Ausübung des aufrechten Ganges ein; doch ist es natürlich zweifellos, dass diese in höchstem Maße auf die Ausbildung des Gewölbes und der Pronationsstellung fördernd und beschleunigend einwirkt. Aus alle Dem glaube ich schließen zu dürfen, dass nicht der kurze, schmächtige, tieferstehende Mittelfußknochen der dritten Zehe den vorderen Schenkel des Fußgewölbes für den Sohlenstand bildet, sondern die Hauptlast ruht mehr auf dem inneren Fußtheil und der kräftigere, nach rückwärts wie nach vorn vorspringende, in seiner Lage fixirte zweite Mittelfußknochen bildet den Scheitel des Fußgewölbes im Bereiche des Metatarsus. Der Hauptpfeiler ist der zweite Mittelfußknochen und der schmächtigere dritte Mittelfußknochen bildet seinen seitlichen Stützpfeiler.

Nun kehren wir wieder zur Besprechung des Längenverhältnisses des zweiten Os metatarsale zu seinen beiden Nachbarn zurück. Bei Orang Utan ist das Os metatarsale II fast doppelt so lang wie der kleine, schmächtige Mittelfußknochen der »Großzehe«, die bei den Primaten eigentlich die kleinste ist. Orang Utan steht auch in dieser Beziehung weit entfernt von den anderen Affen. Bei Cynocephalus ist das Os metatarsale II $1^1/_2$mal so lang als sein medialer Nachbar, bei Hylobates 1,36mal, bei Gorilla 1,37mal (♀ und ♂). — Beim Fetus aus dem $3^1/_2$ Monat ist der zweite Mittelfußknochen relativ noch nicht so lang wie beim Erwachsenen; er ist bei ersterem 1,25mal so lang als das Os metatarsale I. — Der Großzehenmetatarsus wächst nun im weiteren Verlaufe der uterinen Entwicklung viel intensiver als sein lateraler Nachbar, so dass ersterer am Ausgange derselben bereits die definitive relative Länge erreicht hat, während der zweite Mittelfußknochen noch relativ kürzer ist als beim Erwachsenen. Beim 5monatlichen Fetus ist der zweite Mittelfußknochen 1,21mal so lang als sein medialer Nachbar, beim 7monatlichen Fetus 1,18mal und beim Fetus am Ausgange des Uterinlebens 1,13mal, beim Neugeborenen im Mittel 1,19mal. Während der ersten

Kinderjahre variirt das Längenverhältnis der beiden Knochen (Schwankungsbreite zwischen Os metatarsale II und I = 1,13 bis 1,26 : 100). Beim Erwachsenen endlich ist der zweite Mittelfußknochen circa 1,3 mal so lang wie der erste. Die Länge des Großzehenmetatarsus unterliegt zahlreichen Variationen, die anzusehen sind als das Produkt der verschiedenen Gangarten. Wer z. B. bei großem Körpergewicht den Großzehen-Sohlengang sehr intensiv benutzt, setzt die Großzehe unter stärkere Belastung; der zugehörige Mittelfußknochen wird einer intensiveren Druckwirkung ausgesetzt, in deren Richtung er sich stärker entwickelt (s. oben pag. 134). — Nie ist der Unterschied des Längenverhältnisses des zweiten zum ersten Mittelfußknochen zwischen Gorilla und dem Menschen vom Anfang bis zum Ende seiner Entwicklung so bedeutend wie zwischen Gorilla und Orang Utan. — Als Variante fand ich zwischen die proximalen Enden der beiden ersten Mittelfußknochen ein kleines Knöchelchen eingeschoben, ein Verhalten, das ich auch bei Orang Utan antraf. — In einem Falle fand ich beim Menschen vom ersten Keilbeine einen recht kräftigen Fortsatz nach vorn abgehen, der sich zwischen die beiden ersten Ossa metatarsalia erstreckte.

Os metatarsale tertium.

Sein Längenverhältnis zu den übrigen Fußabschnitten wurde bereits pag. 132 besprochen.

Sein Verhältnis zum Os metatarsale II ist bei den einzelnen Affen gleichfalls verschieden. Bei Orang Utan ist das Os metatarsale II eben so lang wie das Os metatarsale III und mit ihm das längste (99 mm); bei Cynocephalus ist der dritte Mittelfußknochen länger als der zweite (50 mm : 46 mm); bei Hylobates, Gorilla ♂ und ♀ ist der zweite Mittelfußknochen länger als der dritte (um 2 bis 3 mm). Beim Fetus sind die beiden Mittelfußknochen entweder gleich lang oder der zweite ist bereits etwas länger. Letzteres ist beim Neugeborenen wie während der Kinderjahre der häufigere Fall. Beim Erwachsenen ist der zweite Mittelfußknochen der längste; er ist um 3 bis 8 mm länger als der dritte. Wir haben bereits oben die Deutung dieser Thatsache gegeben.

Os metatarsale quartum.

Dieses ist bei Cynocephalus eben so lang wie das Os metatarsale III, bei den übrigen untersuchten Affen durchwegs kürzer. Das Längenverhältnis zwischen den beiden Mittelfußknochen (III. und IV.) bleibt dabei ungefähr das gleiche (103 bis 106 : 100). Im Vergleiche zur Fußlänge ist das Os metatarsale IV bei Hylobates am kürzesten, $^{2,8}/_{10}$ derselben; bei Gorilla etwas länger, $^{2,9}/_{10}$ der Fußlänge; bei Orang Utan $^{3,1}/_{10}$ und bei Cynocephalus am längsten, $^{3,2}/_{10}$ derselben. — Beim Fetus wie auch während der ganzen folgenden Entwicklungszeit ist der vierte Mittelfußknochen gewöhnlich kürzer als der dritte; seltener sind beide gleich lang. Beim Erwachsenen ist der vierte etwas kürzer als der dritte Metatarsalknochen (um 3 mm). Im Vergleich zur Fußlänge beträgt das Os metatarsale IV während der Fetalzeit $^{2,9}/_{10}$ derselben, beim Neugeborenen im Durchschnitt $^{3,1}/_{10}$, während der Kinderjahre schwankt das Verhältnis zwischen $^{2,8}/_{10}$ und $^{3,2}/_{10}$; beim Erwachsenen beträgt das Os metatarsale IV ungefähr $^{3}/_{10}$ der Fußlänge.

Os metatarsale quintum.

Als Länge des Os metatarsale V wurde der Abstand des Proc. lateralis der Basis vom Scheitel des Capitulum in der Achsenrichtung des Knochens gemessen. Bei Orang Utan und Hylobates ist der fünfte Mittelfußknochen nächst dem ersten der kürzeste; bei Cynocephalus ist er eben so lang wie der dritte und vierte Mittelfußknochen und mit ihnen der längste. Bei Gorilla ist er der längste überhaupt, beim ♀ um 6 mm, beim ♂ sogar um 12 mm länger als der vierte Mittelfußknochen; der Proc. lateralis der Basis ist bei Gorilla sehr mächtig entwickelt. Analog den genannten Verhältnissen sind auch die Unterschiede der relativen Längen des Os metatarsale V zwischen den Affen selbst recht bedeutend. Bei Hylobates beträgt es $^{2,6}/_{10}$ der Fußlänge, bei Orang $^{3}/_{10}$, bei Cynocephalus und Gorilla ♀ $^{3,2}/_{10}$, bei Gorilla ♂ $^{3,3}/_{10}$ derselben. — Beim Fetus und beim Neugeborenen ist der Quintus entweder eben so lang oder etwas länger ($^{1}/_{2}$ bis 1 mm) als der Quartus. Beim Erwachsenen ist nun der erstere kürzer als der letztere. — Beim Fetus schwankt die Länge des Os metatarsale quintum zwischen $^{2,9}/_{10}$ und $^{3}/_{10}$ der Fußlänge, beim Neugeborenen beträgt sie im Mittel fast $^{3,2}/_{10}$ derselben,

weiterhin schwankt das Längenverhältnis zwischen $^{3,2}/_{10}$ und $^{2,8}/_{10}$. Letzteres fand ich beim Erwachsenen, die Fußlänge ist 3,57mal so lang als der fünfte Mittelfußknochen.

Während der Neugeborene den Fuß in Supination hält, so dass er bei seinen Gehversuchen den Boden mit dem äußeren Fußrande berührt, bildet sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung die Pronationsstellung (der innere Fußtheil wird gesenkt) und das Gewölbe aus. Scymanowsky hat mit Unrecht die Tuberositas ossis metatarsale V als vorderen, äußeren Stützpunkt des Fußgewölbes angesehen. Als Basis des letzteren fasste er einen Kreis auf, der durch die erwähnte Tuberositas, durch das Capitulum des ersten Os metatarsale wie durch die Ferse ging. H. von Meyer hat bereits darauf hingewiesen, dass die Tuberositas beim normalen Fuße und beim normalen Stande nicht den Boden berührt, sondern 1 bis 2 cm über demselben frei liegt. Diese Tuberositas ist ein Muskelfortsatz (Musc. flexor brevis digiti minimi und Musc. peroneus brevis inseriren an ihr). Bei Gorilla ist sie sehr mächtig (s. pag. 88).

Nachschrift. Sehr interessant war der Befund an dem Fußskelette eines 56 Jahre alten Zwerges und Riesen (Berliner anat. Museum Nr. 162, 95 bezw. N.-C. 624). Die Fußwurzel, das Os metatars. I und die Großzehe des Zwerges waren sehr kräftig entwickelt, der übrige Fußtheil aber rudimentär. Der Tarsus des Zwerges war bloß um 2,8 cm kürzer als jener des doppelt so großen Riesen, während die vier kleinen Zehen und ihre Metatarsalia bei ersterem ganz reducirt waren. Das Os metatarsale III und die Mittelzehe des Riesen waren circa dritthalb Mal so lang als beim Zwerge. Bei letzterem fiel das Maximum der Verkürzung, beim Riesen das Maximum der Verlängerung auf die Röhrenknochen des Fußskelettes. Auch die übrigen Verhältnisse sind aus den angegebenen Messungen (in cm) leicht zu ersehen (vgl. damit die Normalmaße und die Messart auf pag. 108, 123 ff.).

	Körperhöhe	Länge						
		r. Tibia	r. plant. Fußlänge	Tarsus	Os met. III	Mittelzehe	Os met. I	Großzehe
Zwerg	107	21	14,3	10,2	3,35	2,6	3,4	3,2
Riese	216	47	25	13	8,6	6,4	6,9	7,5

Die Zehen.

Dieselben haben beim Menschen eine ganz andere Funktion als bei den Primaten. Sie verleihen bei ersterem dem Gange Elasticität, während die Fußwurzel die Stabilität besorgt. Sie wirken wie elastisch gespannte Spangen, die sich dem Boden anpressen und die elastische Abhebung von demselben beim aufrechten Gange besorgen. Beim Zehenstande und Zehengange erhalten sie die Balance des Körpers. Beim Sprunge auf die Zehen vertheilt sich die Gewalt des Sturzes nach allen Richtungen unter die einzelnen bändrig verbundenen Fußknochen und dadurch erfolgt eine Abschwächung derselben, während beim Sturze auf die Fersen die Erschütterung eine bedeutende ist, so dass sogar eine Kompressionsfraktur des Fersenbeins erfolgen kann. Bei den Primaten sind die Zehen mit einer mannigfaltigen Beweglichkeit ausgestattet, die Großzehe kann opponirt werden; die ungleiche Länge der Zehen hat den gleichen Vortheil wie jene der Finger: sie sind dadurch geeigneter, kuglige Körper zu umschließen. Die Primaten können mit ihren Füßen förmlich »hantieren«. Entsprechend der Greiffähigkeit der Zehen ist auch deren Beugemuskulatur bei den Primaten sehr kräftig (nach Ranke ist sie beim Schimpanse mehr als dreimal, bei Orang fünfmal so stark als beim Menschen). Der Fuß des Neugeborenen hat aber noch nicht alle Greiffähigkeit eingebüßt; das Zehenspiel ist bei ihm noch sehr mannigfaltig, die Exkursionen der Großzehe sind viel bedeutender als beim Erwachsenen, die Zehen können förmliche Greifbewegungen machen, sie können mitunter aus einander gespreizt werden. Durch systematische Ausbildung dieser im Fuße des Neugeborenen ruhenden Anlage kann ein nicht unbedeutender Grad von Beweglichkeit der Zehen erreicht werden. Zum Beweise führe ich jene Völkerschaften an, bei denen der Fuß noch nicht der Schuhtortur ausgesetzt ist und bei denen er zum Theil als Greiforgan benutzt wird.

Huxley berichtet von chinesischen Bootsleuten, die mit Hilfe der Großzehe das Ruder führen, von bengalischen Handwerkern, die mit den Zehen weben, von den Carajas, die mit den Füßen Angelhaken stehlen; Fick erzählt von barfüßigen Soldaten auf Java, die ihren auf den Boden ausgezahlten Sold mit den Zehen einkassiren; Lucae berichtet von den Ägyptern auf dem Nil, die beim Aufstieg auf den Mast das Takel mittels der Großzehe fassen. E. Bälz schreibt den Japanern einen daumenähnlichen Gebrauch der Groß-

zehe zu; sie können dieselbe selbständig bewegen und so stark gegen die Nachbarzehe anpressen, dass sie selbst feine Gegenstände festhalten können. »Die nähende Frau hält oft das Zeug mit den Zehen und spannt es nach Belieben.« Ein japanischer Arzt, Dr. Tshunchisa Sato aus Tokio, berichtete mir von japanischen Fußkünstlern, die mit den Füßen nähen; sie nehmen das Leinen zwischen die Zehen des linken Fußes und die Nadel zwischen die zwei ersten Zehen des rechten. Der japanische Fuß hat viel von seiner natürlichen Beweglichkeit behalten, woran nicht zum wenigsten die zweckmäßigere Beschuhung Schuld trägt. Die Japaner tragen nämlich Holz- oder Strohsandalen, zu deren Befestigung sie zwischen der großen und zweiten Zehe eine Schnur durchziehen, wodurch auch »an den Strümpfen die große Zehe abgesondert ist« (Ratzel). Bory de Saint-Vincent berichtet von Landbewohnern Südfrankreichs, die durch die stete Gewohnheit in den Kieferwäldern zu klettern, wo sie das Baumharz sammeln, die größte Beweglichkeit der Zehen erlangen; sie können die Großzehe den anderen entgegensetzen und die kleinsten Gegenstände fassen. — An der abstehenden Großzehe wird nach Schlayer die Spur der australischen Wilden erkannt. — Wir ersehen somit aus diesen Mittheilungen, dass auch der Mensch durch Übung eine derartige Biegsamkeit der Gelenke, eine derartige Mannigfaltigkeit der Bewegungen der Zehen erwerben kann, dass sie in der That des »Greifens« fähig werden. — Die Hautbrücken zwischen den einzelnen Zehen reichen plantarwärts nicht so tief wie dorsalwärts (ähnlich an den Fingern). An der Großzehe reicht die Hautbrücke auf der Sohlenseite bis zum distalen Ende der Grundphalange; an der zweiten Zehe medialwärts bis zur Grundphalange, lateralwärts nicht so tief, bis zur Mittelphalange. An den anderen Zehen reicht sie gleichfalls nur bis zur Mittelphalange. Es besteht ein gewisser Parallelismus zwischen den Zehenspitzen und der Tiefe, bis zu welcher die Hautbrücken zwischen die einzelnen Zehen hereinreichen. An der fünften Zehe reicht die Hautbrücke am weitesten nach rückwärts (im Gegensatze zu den Fingern weiter proximalwärts als an der Großzehe). Die Gelenklinie der Verbindung der Mittel- und Grundphalangen fällt nach außen ab. Beim Fetus konnte ich den gleichen Befund nachweisen. Bei Gorilla reicht die Hautbrücke zwischen den beiden ersten Zehen am weitesten zurück (s. Fig. 31). An den übrigen Zehen besteht — wie aus der Abbildung zu ersehen ist — ein menschenähnliches Verhalten; die Hautbrücken reichen nur bis zum Mittelgliede der Zehen (im Gegensatze zu der menschlichen

Hand). — Die Zehen liegen nicht gerade ausgestreckt auf dem Boden, sondern gekrümmt; den Scheitel des Bogens bildet das Mittelglied.

Als Zehenlänge wurde die Summe der absoluten Längen der Phalangen (in der Achsenrichtung von der proximalen zur distalen Fläche gemessen) angenommen. (Das absolute Maß ist in Millimetern, das relative im Verhältnis zur Fußlänge = 1000 angegeben.)

Absolute und relative Zehenlänge.

Name und Alter	I		II		III		IV		V		Tarsus plus Os metatars. III : Mittelzehe = 100
	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	
Orang Utan	33	109	135	446	134	443	114	377	108	357	137 : 100
Hylobates concolor	29	244	43	361	48	404	46	386	35	294	142 : 100
Cynocephalus Bab.	25	161	43	276	51	329	51	329	40,5	260	206 : 100
Gorilla ♀	46	214	75,5	351	74	344	64	297	57	264	200 : 100
- ♂	54	206	90	342	85,5	326	79	301	68	259	239 : 100
Fetus 3½ Monate	—		—		3,8	230	—		—		324 : 100
- 5 -	—		6,5	236	6,5	236	—		—		315 : 100
- 7 -	11	255	10	232	9	209	8	186	8	186	356 : 100
- Schlusszeit	15	259	14	242	13	224	11,5	198	—		383 : 100
Neonatus	19	260	18	246	16	219	15,5	212	—		375 : 100
-	18	247	17	232	17	232	15	205	14	192	371 : 100
-	19	244	18,5	237	16,5	211	16	204	14	179	376 : 100
-	21	257	18	220	17	208	16	196	14,5	178	379 : 100
Kind 1 Jahr alt	20	244	20	244	19	232	18	220	15	184	368 : 100
- 1¼ - -	21	221	22	231	21	221	18,5	195	17,5	184	371 : 100
- 3 - -	19	196	20	205	20	205	18	185	16,5	169	400 : 100
Knabe 2 - -	25	243	24	233	23	223	19	185	—		361 : 100
- 4½ - -	31,5	260	26	215	26	215	24	198	19	157	381 : 100
Mann 19 - -	56	260	51	237	48	224	43	200	36	168	385 : 100
- erwachsen	57	249	48	209	47	205	44,5	195	36	157	404 : 100

Die erste Zehe

übernimmt bei den Primaten die Funktion eines Daumens, sie tritt daher in ihrer Längenentfaltung gegenüber den anderen Zehen zurück; beim Menschen hat sie eine gleichfalls hochwichtige Leistung zu erfüllen, die jedoch wesentlich anderer Natur ist als bei den Affen. Sie hat nämlich die Aufgabe, beim sogenannten Großzehenstand (s. pag. 134 und 148) die ganze Last des Körpers zu tragen

und während des Gehaktes durch ihre eigene Muskulatur die abstoßende Bewegung des Fußes vom Boden auszuführen. — Bei den Primaten unterliegt die Länge der Großzehe bedeutenden Verschiedenheiten; bei Orang Utan ist sie am kürzesten, sie beträgt bloß $^1/_9$ der Fußlänge (auch der Daumen ist bei Orang sehr kurz); nach Ranke soll bei älteren Individuen häufig das ganze Nagelglied fehlen (vgl. damit die Auffassung der mitunter vom Kahnbein abgelösten und mit ihm artikulirenden Tuberositas navicularis beim Menschen als das Rudiment einer sechsten Zehe); bei Cynocephalus beträgt die Großzehenlänge kaum $^1/_6$ der Fußlänge, bei Gorilla ♂ und ♀ circa $^1/_5$, bei Hylobates concolor fast $^1/_4$ derselben. Bei den Primaten ist ferner auch der Querschnitt der Großzehe viel schmächtiger als beim Erwachsenen. — Beim Fetus von 7 Monaten beträgt die Großzehenlänge $^1/_4$ der Fußlänge; dieses Verhältnis bleibt nun — abgesehen von individuellen Schwankungen — das gleiche während der ganzen Dauer der Entwicklung bis zum Erwachsenen. (Beim 3jährigen Kinde fand sich ein sehr kurzer Zehentheil; die Großzehe betrug bloß $^1/_5$ der Fußlänge.) — Gorilla und Hylobates stehen somit in Bezug auf das Längenverhältnis der Großzehe und des Fußes dem Menschen viel näher als dem Erwachsenen. — Noch sprechender ist das Verhältnis der ersten zur zweiten Zehe; bei den Primaten ist die erste Zehe durchwegs die kürzeste, beim Erwachsenen ist sie in der Regel die längste. Bei den Japanern ist die Großzehe kürzer als die Nachbarzehe; eben so (nach Virchow) beim Australier. Mitunter erscheint auch beim Europäer die zweite Zehe länger, doch beruht dies gewöhnlich auf dem langen zweiten Mittelfußknochen, der mit seinem Capitulum die anderen Ossa metatarsal. überragt und seine Zehe vorschiebt.

Das Längenverhältnis der ersten zur zweiten Zehe ist, wie nebenstehende Tabelle lehrt, den größten Verschiedenheiten bei den Affen unterworfen.

Wird die Länge der zweiten Zehe 100 gleichgesetzt, so ergiebt sich:

	I	II		I	II		I	II
Orang Utan	24	100	Fetus 7 Mon.	110	100	Kind 3 Jahre	95	100
Cynoceph. Bab.	58	100	- Schlusszeit	107	100	Knabe 2 -	104	100
Hylobates conc.	67	100	Neonatus	108	100	- $4^1/_2$ -	121	100
Gorilla ♂	60	100	Kind 1 Jahr alt	100	100	19jähr. ♂	109	100
- ♀	61	100	- $1^1/_4$ - -	95	100	Erwachsener	119	100

Aus dieser kurzen Tabelle ersehen wir, dass Orangs »Großzehe« kaum $^1/_4$ der Länge der Nachbarzehe beträgt, bei Cynocephalus, Gorilla ♂ und ♀ beträgt sie um $^3/_5$, bei Hylobates $^2/_3$ der zweiten Zehenlänge. Im Fetalleben erscheint die erste Zehe äußerlich öfters kürzer als die zweite; gegen das Ende der uterinen Entwicklung wird sie gleichlang oder sogar länger als die zweite; in den ersten Kinderjahren herrscht kein bedeutender Längenunterschied; beim $1^1/_4$- und 3jährigen Kind war die erste Zehe um 1 mm kürzer als die zweite. Beim Erwachsenen ist die Großzehe gewöhnlich länger (um 5 bis 9 mm) als die Nachbarzehe; mitunter überragt sie sogar noch erheblicher die anderen Zehen.

Wir wollen nun die Frage erledigen, was die Ursache dieses differenten Verhaltens ist, dass die Großzehe beim Menschen länger erscheint als bei den Affen, während die benachbarte Zehe kürzer ist. Bei den Primaten ist die erste Zehe entsprechend ihrer Funktion als Fußdaumen kurz; beim Menschen ist an Stelle dieser Funktion in Folge des aufrechten Ganges eine andere Aufgabe getreten; bevor ich auf deren Darstellung eingehe, will ich einige Worte über die Stellung und die Lage der Großzehe gegenüber den Nachbarzehen einschalten. Nach Wiedersheim ist die Stellung der Großzehe noch beim 2monatlichen Embryo jener des Daumens so gut wie analog. »Beide schauen, wenn die Extremitäten dem Rumpfe zugekehrt sind, kopfwärts, d. h. beide befinden sich in der Abduktionsstellung. In der 8. Embryonalwoche wird dieser Zustand bereits verlassen.« Im Gegensatze dazu ist die Großzehe beim Erwachsenen den übrigen Zehen genähert, adducirt. Diese Adduktion ist wohl größtentheils als ein Produkt des Schuhdruckes anzusehen. Ranke fand an Füßen von Europäern, die in keiner Weise deformirt waren, die Großzehe nach einwärts gewendet und zwischen ihr und der Nachbarzehe einen deutlichen Zwischenraum. Er konstatirte ferner an zehn Füßen von Loango-Schwarzen bei fünf ein Abstehen der Großzehe von der zweiten; Virchow fand an den sehr wohlgebildeten Feuerländerfüßen gleichfalls die erste Zehe durch einen deutlichen Zwischenraum von der zweiten geschieden. Bei einer Samoanertruppe, die in Berlin vorgestellt wurde, fand ich einen sehr wohlgebildeten Fuß; die Zehen hatten noch die ursprüngliche Stellung beibehalten. Der Innenrand der Großzehe fiel in eine Richtung mit dem medialen Fußrande[1], während die Großzehe beim

[1] Das gleiche Verhalten bot der Fuß der peruanischen Mumie (cf. pag. 67).

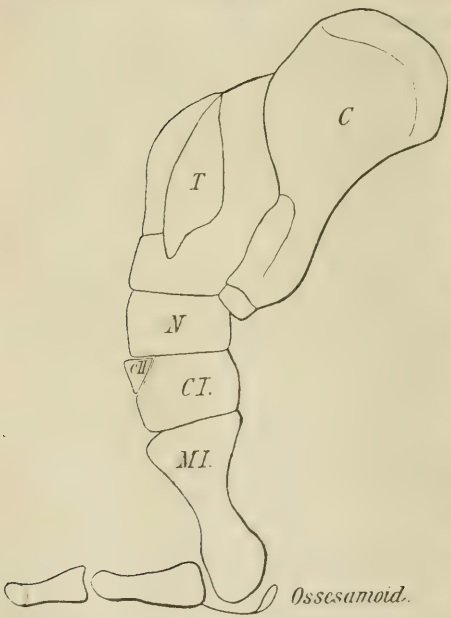
Europäer in der Regel nach der Medianebene des Fußes adducirt ist. Bei den Samoanern war ferner die Großzehe in der Regel kürzer (mitunter ganz auffallend kürzer) als die Nachbarzehe und war von ihr durch einen deutlichen Abstand geschieden. Die zweite Zehe war gewöhnlich die längste; die Zehen waren wohl entwickelt, von einander durch deutliche Abstände geschieden und lagen mehr gestreckt als beim Europäer. Die fünfte Zehe zeichnete sich durch ihr Abstehen von der Nachbarzehe und durch ihr starkes Zurücktreten aus. Der Zehentheil ist daher bei den Samoanern breiter als beim Europäer. —

Bei einem Embryo von ungefähr 8 Wochen (Scheitel-Steißlänge 28 mm) fand ich einen sehr interessanten Zustand vor. Der Fuß war im Begriffe sich in die Winkelstellung zum Unterschenkel zu begeben, seine Sohle war aber noch der Medianebene des Körpers fast parallel. Die Zehen waren förmlich aus einander gespreizt; die Großzehe war ganz daumenähnlich von der Nachbarzehe abducirt; die Achsenstrahlen der ersten und dritten Zehe schlossen einen Winkel von ungefähr 30° ein. Der Fuß verbreiterte sich daher in Folge der Spreizstellung der Zehen nach vorn. Auf dem parallel der Medianebene des Körpers geführten Schnitte fällt die abducirte Stellung des Os cuneiforme I auf; seine distale Fläche sieht nicht gerade nach vorn wie beim Erwachsenen, sondern nach vorn und innen; diese Stellung entspricht der daumenartig, affenähnlichen Anlage der Großzehe. Es ist sehr wohl denkbar, dass das erste Keilbein beim Menschen in Folge des aufrechten Ganges und der damit verbundenen Gewölbebildung des Fußes nach innen und unten gewandt wird und dadurch das transversale Fußgewölbe nach innen zu abschließt (vgl. damit die Pronationsdrehung des Collum tali, pag. 44). Stellt man das erste Keilbein am Fuße des Erwachsenen in die ursprüngliche Lage, so dass die distale Fläche nach vorn und innen sieht, dann resultirt daraus die Abduktionsstellung der ersten Zehe. Diese Stellung der Großzehe ist daher als die ursprüngliche zu bezeichnen[1]. Der Neugeborene kann seine Großzehe innerhalb eines viel größeren Spielraumes (Abduktion) bewegen als der Erwachsene. Durch die geschickte Ausnutzung dieser Anlage der

[1] Im Breslauer anatomischen Museum befindet sich ein Anencephalus mit ganz rudimentären vorderen und missbildeten hinteren Extremitäten. Die Großzehe ist daumenartig kurz und stark abducirt; die anderen Zehen sind viel länger und unförmlich mit einander verwachsen.

Großzehe kann die Fähigkeit des »Greifens« bis zu einem gewissen Grade erlernt werden. Dies ist nun fast nie der Fall beim Europäer, weil bei ihm in der Regel der Fuß dem verunstaltenden Drucke der Schuhbekleidung ausgesetzt ist und nur zum Gehen benutzt wird. Die stärkere Entfaltung der Großzehe (sie findet in sämmtlichen Dimensionen statt) beruht nun auf dem aufrechten Gange. Der Gehakt setzt sich nun nach H. von Meyer aus drei Phasen zusammen: 1) Erhebung des Fußes, Streckstellung desselben, 2) Erhebung auf die Großzehe; sobald die Belastung auf dieselbe geworfen ist, führt sie durch ihre eigene Muskulatur die abstoßende Bewegung aus; dies ist die dritte Phase, die Abstoßreaktion der Großzehe vom Boden. — Wir ersehen somit, dass bei jedem Schritte die Körperlast während einer Phase des Gehaktes nur auf den Großzehen ruht. Diese bilden dabei die alleinige Unterstützungsfläche des Körpers.

Fig. 30.



Noch ausgesprochener ist dieses Verhalten beim »Großzeheneillauf«, beim Tanzen etc. Die seitliche Ansicht des eingestellten Apparates für den Großzehenstand (Fig. 30) versinnbildlicht deutlich dessen Zusammensetzung aus dem Talus (*T*), Naviculare (*N*), Os cuneiforme I (*CI*) und dem ersten Mittelfußknochen (*MI*); das Os cuneiforme II (*CII*) ergänzt den Apparat; das Fersenbein (*C*) dient zur Befestigung des letzteren durch Fixirung des Talus als Ursprungsort des Lig. calcan. navicul. Die Einstellung in den Großzehenstand geschieht durch den M. peroneus I, durch die Wadenmuskeln und sämmtliche unter den Knöcheln durchgehende Muskeln. Diese Muskeln sind daher an Masse den Extensoren an der Vorderseite überlegen. Der Apparat für den Großzehenstand ist gebaut nach dem Princip einer federnd tragenden, gebogenen Säule (H. von Meyer). — Rothschuh weist auf die Funktionsverschiedenheit des

Musc. peroneus longus beim Menschen und bei Anthropoiden hin. Bei ersterem inserirt er am Entocuneiforme, an der Basis der beiden ersten Mittelfußknochen, bei den Anthropoiden fast allein an der Basis des Os metatarsale I. — Das erste Cuneo-Metatarsalgelenk stellt beim Menschen eine Amphiarthrose, bei den Affen ein Sattelgelenk dar, der M. peroneus longus beugt und opponirt bei ihnen die Großzehe. Ich habe bezüglich des Gewichtsverhältnisses der einzelnen Muskelgruppen am Unterschenkel Messungen angestellt und gefunden, dass die Wadenmuskeln beim Fetus im Vergleich zu den Extensoren auf der Vorderseite des Unterschenkels relativ noch nicht so mächtig sind wie beim Erwachsenen. Beim Neugeborenen ist ein großer Theil dieser Verschiedenheit bereits gedeckt, die Wadenmuskulatur ist bei ihm bereits recht kräftig. (Die diesbezüglichen Messungsresultate gingen mir durch einen unglücklichen Zufall verloren[1].) Die intensivere Ausbildung der Wadenmuskulatur geht parallel der Ausübung des aufrechten Ganges. — Aus den vorhergehenden Darlegungen ersehen wir somit die hervorragende Rolle, welche die Großzehe beim aufrechten Gange spielt; während des Großzehenstandes liegt sie flach auf dem Boden, das Os metatars. I steht senkrecht aufgerichtet da (es wird in dieser Lage durch die beiden Sesambeine festgehalten). Die intensivere Inanspruchnahme der Großzehe, die eine massive Unterstützungsfläche für den im Großzehenstand befindlichen Körper abgeben soll, bedingt ihre gesteigerte Wachsthumsenergie. Sie entwickelt sich kräftig in sämmtlichen Dimensionen. Ihr Querschnitt ist dreimal so dick wie jener der übrigen Zehen. Die Großzehe ist auch länger als der Daumen. Bei einem normalen Erwachsenen finde ich die proximale Phalange der Großzehe 28 mm, des Daumens 25,5 mm lang, die zugehörige distale Phalange 22,5 mm bezw. 19 mm.

Nun wäre noch die Frage zu erledigen, welche von den beiden Phalangen der Großzehe intensiver wächst; ich verweise bezüglich der genaueren Details auf die pag. 151 befindliche Tabelle, welche die absoluten und relativen Längen der einzelnen Phalangen enthält. Neben den absoluten Werthen (in Millimetern) befinden sich die relativen (Verhältnis zur Fußlänge = 1000). Wenn es z. B. lautet: die

[1] Ein Zimmerbrand äscherte den Schreibtisch sammt dem Manuskript dieser Arbeit ein; diese wurde wieder aufgenommen bis auf die Gewichtsmessungen der Muskeln an Feten und Neugeborenen, welche wegen der Kostbarkeit des Materials unterblieben.

Grundphalange der ersten Zehe beträgt 31 = 135, so bedeutet die erste kleinere Zahl das absolute Maß in Millimetern, die zweite giebt den relativen Werth an, d. h. die Phalange beträgt 135 Einheiten der = 1000 gesetzten Fußlänge.

Die Länge der proximalen Phalange der Großzehe bewegt sich bei den untersuchten Primaten innerhalb eines Minimums von $^1/_{13}$ der Fußlänge (Orang Utan) und eines Maximums von $^1/_7$ derselben (Hylobates concolor); bei Cynocephalus beträgt sie kaum $^1/_{10}$, bei Gorilla ♀ $^1/_{8,6}$, bei Gorilla ♂ nahezu $^1/_8$ der Fußlänge. Beim Menschen bewegt sich die relative Länge der Grundphalange der ersten Zehe um $^1/_7$ der Fußlänge (beim 3jährigen Kind ist sie ausnahmsweise kürzer, $^1/_9$ derselben)[1]. — Die Länge der Endphalange ist ebenfalls erheblichen Verschiedenheiten bei den Primaten unterworfen; bei Orang ist sie ganz reducirt ($^1/_{30}$ der Fußlänge), bei Cynocephalus $^1/_{16}$, bei Hylobates $^1/_{10}$, bei Gorilla im Mittel $^1/_{11}$ der Fußlänge. — Beim Menschen schwankt die relative Länge der Endphalange zwischen $^1/_5$ und $^1/_9$ der Fußlänge (selten ist sie kürzer; beim 3jährigen Kind beträgt sie bloß $^1/_{12,5}$ der Fußlänge; die Großzehe war bei ihm sehr kurz). Im Allgemeinen ist die Endphalange der Großzehe beim Menschen relativ länger als bei den Primaten; unter den letzteren stehen in Bezug auf die relative Länge der beiden Phalangen Gorilla und Hylobates dem Menschen viel näher als dem Orang Utan. Ein ähnliches Resultat ergiebt das Verhältnis der proximalen zur distalen Phalange; bei Orang ist das Grundglied 2,3mal so lang als das Endglied, bei Cynocephalus 1,5mal, bei Hylobates 1,4mal, bei Gorilla ♂ 1,45mal, bei Gorilla ♀ 1,2mal. Beim Fetus ist nun die proximale Phalange 1,2 bis 1,14mal so lang als die distale, beim Neugeborenen im Mittel 1,26mal, ähnlich während der folgenden Entwicklungszeit; beim Erwachsenen ist die Grundphalange 1,2mal so lang als die Endphalange. — Die relative Länge der beiden Phalangen wie auch ihr Verhältnis zu einander ist bei Hylobates und Gorilla dem Menschen ähnlicher als dem Orang Utan.

Die zweite Zehe

ist von der ersten durch den oben besprochenen Zwischenraum geschieden; es wurde hervorgehoben, dass die medialwärts gerichtete

[1] Die Grundphalange der Großzehe ist beim Erwachsenen meist innen länger als außen.

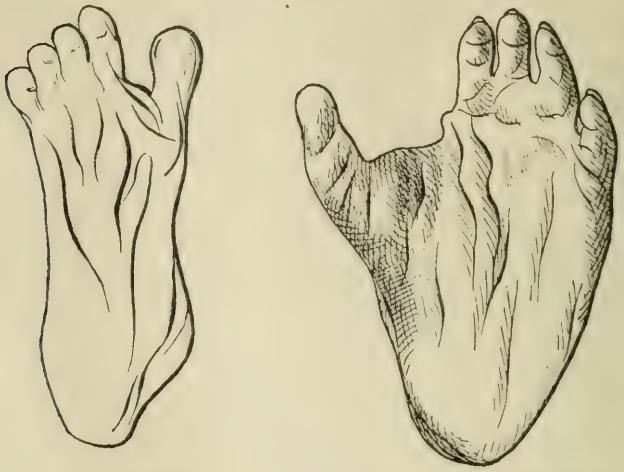
Absolute und relative Länge der einzelnen Phalangen.

Name und Alter	Großzehe		Zweite Zehe			Mittelzehe			Vierte Zehe			Kleine Zehe		
	proxim.	distale	proxim.	mediale	distale	proxim.	mediale	distale	proxim.	mediale	distale	proxim.	mediale	distale
Orang Utan	23–76	10–33	72–238	43–142	20–66	72–238	42–139	20–66	63–208	33–109	18–60	59–195	33–109	16–53
Hylobates concolor	17–143	12–101	21–176	13–109	9–76	24–202	14–118	10–84	22–184	14–118	10–84	17–143	11–92	7–59
Cynocephalus Bab.	15–97	10–64	21–135	12–77	10–64	24–155	15–97	12–77	24–155	15–97	12–77	20–128	11–71	9,5–61
Gorilla ♀	25–116	21–98	36–168	22–102	17,5–81	35–163	22–102	17–79	32–148	18–84	14–65	28–130	16–74	13–60
- ♂	32–122	22–84	43–164	28–106	19–72	41–156	27–103	17,5–67	38–145	25–95	16–61	34–129	21–80	13–50
				nicht differenzirt			eben so			eben so			eben so	
Fetus 7 Monate alt	6–139	5–116	6–139	4——93		6–139	3——70		5–116	3——70		5–116	3——70	
- Schlusszeit	8–138	7–121	7–121	4–69	3–52	7–121	3–52	3–52	6,5–112	2,5–43	2,5–43	6–103	—	—
Neonatus	10–137	9–123	10–137	5–68	3–41	9–123	4–55	3–41	9–123	3–41	3,5–48	8,5–116	–	—
-	10–137	8–110	10–137	5–68	—	9–123	5–68	3–41	9–123	3–41	3–41	8–110	3–41	3–41
-	11–141	8–103	10–128	5–64	3,5–45	9–115	4,5–58	3–38	9–115	4–51	3–38	8–103	3–38	3–38
-	12–147	9–110	9–110	5–61	4–49	9–110	4–49	4–49	9–110	4–49	3–37	8–98	3,5–43	3–37
Kind 1 Jahr alt	11–134	9–110	11–134	5–61	4–49	10–122	5–61	4–49	10–122	4,5–55	3,5–43	9–110	3–37	3–37
- $1^1/_4$ - -	12–126	9–95	12–126	6–63	4–42	11–116	6–63	4–42	10–105	5–53	3,5–37	10–105	4,5–47	3–32
- 3 - -	11–113	8–82	11–113	5–51	4–41	11–113	5–51	4–41	11–113	4–41	3–31	10–102	3,5–36	3–31
Knabe 2 - -	14–136	11–107	13–126	6–58	5–49	12–116	6–58	5–49	11–107	4–39	4–39	10–97	3–29	—
- $4^1/_2$ - -	16,5–136	15–124	14–116	7–58	5–41	14–116	7–58	5–41	13–107	6–50	5–41	11–91	4–33	4–33
Mann 19 - -	31–144	25–116	25–116	15–69	11–51	24–112	13–60	11–51	23–107	9–42	11–51	20–93	7–33	9–42
Erwachsener	31–135	26–114	25–109	15–65	8–35	24–105	15–65	8–35	23,5–103	13–57	8–35	22–96	6–26	8–35

Stellung der Großzehe die ursprünglich natürliche ist; sie findet sich beim Fetus wie an den Füßen der Naturvölker. Es wurde ferner der Hautbrücken zwischen den einzelnen Zehen gedacht und betont, dass diese auch bei Gorilla bis zur Basis der Mittelphalange reichen, wodurch die Zehen äußerlich bedeutend kürzer erscheinen

Fig. 31.

Fußumriss



beim Fetus, vergrößert, beim Gorilla, verkleinert (nach RANKE).

als es ihrem Skelett entspricht. Die beistehende Figur kennzeichnet diesen Befund sehr deutlich; zum Vergleich füge ich noch den Fußumriss eines Fetus von ungefähr 20 Wochen (Scheitel-Steißlänge = 10,4 cm, Fußlänge = 2,3 cm) hinzu, an dem die abducirte Stellung der ersten Zehe sehr deutlich ausgesprochen war.

Beim Erwachsenen ist die Großzehe aufwärts geneigt, die kleinen Zehen sind jedoch bogenförmig gekrümmt, mit der Konkavität nach abwärts. Diese Krümmung vermehrt die Elasticität der Zehen, die mit dem ballenartig aufgetriebenen Nagelglied auf dem Boden ruhen. — Gegenüber der Großzehe erscheinen die übrigen Zehen beim Menschen verkümmert, während bei den Primaten gerade die erste Zehe die kleinste ist.

Bei Orang Utan ist die zweite Zehe die längste (1 mm Unterschied gegenüber der dritten); sie beträgt $^{4,5}/_{10}$ der Fußlänge: bei Cynocephalus beträgt sie $^{2,8}/_{10}$, bei Hylobates $^{3,6}/_{10}$, bei Gorilla ♀ $^{3,5}/_{10}$, bei Gorilla ♂ $^{3,4}/_{10}$ der Fußlänge. Beim Menschen sind die Zehen reducirt; beim Fetus aus dem 5. Monat beträgt die Länge der zweiten

Zehe $^{2,1}/_{10}$ der Fußlänge, ähnlich verhält es sich während der weiteren fetalen Entwicklung; beim Neugeborenen schwanken die relativen Längen zwischen $^{2,5}/_{10}$ und $^{2,2}/_{10}$ der Fußlänge; in den ersten Kinderjahren zwischen $^{2,4}/_{10}$ und $^{2,15}/_{10}$ (beim 3jährigen Kind war der Zehentheil überhaupt auffallend kurz: die 2. Zehenlänge betrug $^{2}/_{10}$ der Fußlänge). Beim 19jährigen ♂ betrug die Länge der zweiten Zehe $^{2,4}/_{10}$ der Fußlänge; es war in diesem Falle der Fuß klassisch schön geformt, die Zehen hatten noch ihre ursprüngliche relative Länge bewahrt; ein derartig normaler, nicht verunstalteter Fuß gehört aber zu den Raritäten. Beim Erwachsenen beträgt die zweite Zehe $^{2,1}/_{10}$ der Fußlänge; im Vergleiche zum Fetus ist somit bei ihm die zweite Zehe kürzer angelegt; es bleibt im Laufe der Entwicklung die Zehe in ihrer Längenentwicklung zurück (es findet auch eine Reduktion des Querschnittes statt); doch ist diese Reduktion nicht so bedeutend, als dass ich auf sie großes Gewicht legen könnte. Wie dieses Verhältnis bis zum 5. Fetalmonate lautet, kann ich wegen Mangel der diesbezüglichen Untersuchungen nicht mittheilen.

Die Längenausdehnung der einzelnen Phalangen der 2. Zehe ist bei den einzelnen Gruppen sehr verschieden.

Bei Orang Utan ist die Grundphalange sehr mächtig entwickelt; sie beträgt fast $^{1}/_{4}$ der Fußlänge; sie ist fernerhin plantarwärts stark gebogen; entsprechend dem ist die Funktion des Fußes, der bei Orang Utan ganz besonders zum Umgreifen und Umklammern benutzt wird; Orang ist eben ein Baumaffe. Es wäre noch zu untersuchen, ob und in welchem Grade sich diese Phalangenkrümmung bereits bei fetalen Orangs findet; möglicherweise wird sie erst durch die Lebensweise erworben. Kein anderer der untersuchten Primaten besitzt diese intensive Phalangenbiegung. — Bei Hylobates beträgt die proximale Phalange $^{1}/_{5,6}$ der Fußlänge, bei Gorilla ♂ und ♀ $^{1}/_{6}$, bei Cynocephalus Bab. $^{1}/_{7,4}$ derselben. Aus diesen knappen Daten sind die großen Unterschiede zwischen den Primaten selbst ersichtlich. — Beim 7monatlichen Fetus beträgt die Grundphalange $^{1}/_{7,2}$ der Fußlänge; gegen das Ende des Fetallebens sinkt ihre Länge auf $^{1}/_{8}$ der Fußlänge, beim Neugeborenen schwanken die Werthe zwischen $^{1}/_{7,3}$ und $^{1}/_{9}$ (im Mittel $^{1}/_{7,8}$); ähnlich verhält es sich während der Kinderjahre; beim Erwachsenen beträgt die Länge der Grundphalange $^{1}/_{9}$ der Fußlänge. Es findet somit zusehends eine Reduktion der proximalen Phalangenlänge statt; in den frühesten Stadien beträgt sie $^{1}/_{7}$, in den letzten $^{1}/_{9}$ der Fußlänge. Gorilla ist auch in dieser Beziehung weiter von Orang entfernt als

vom Menschen während der ganzen Dauer seiner Entwicklung. — Auch die Mittelphalange der zweiten Zehe ist bei Orang länger als bei den anderen Primaten; sie beträgt bei ihm $^1/_7$ der Fußlänge, bei Cynocephalus $^1/_{13}$, bei Hylobates $^1/_9$, bei Gorilla ♂ und ♀ $^1/_{10}$ derselben. — Beim Fetus aus dem siebenten Monate fand ich die Mittelphalange noch nicht von der Endphalange differenzirt, obwohl die Sonderung bereits viel früher hätte eintreten sollen; ich untersuchte die Zehe am Sagittalschnitte und fand nur eine proximale und eine distale Phalange vor; letztere entspricht der Summe der Längen des Mittel- und Nagelgliedes der Zehe; auch mikroskopisch war keine Spur einer Isolirung zu bemerken, es war eine einheitliche Knorpelmasse; dabei betrug dieser Zehentheil 93 Einheiten der Fußlänge = 1000 (beim Fetus aus der letzten Zeit betrug die mittlere Phalange 69, die distale 52 Theile der Fußlänge = 1000). Ich bin weit entfernt, aus diesem einzigen Befund allgemeine Schlüsse ableiten zu wollen; trotzdem kann ich nicht umhin ihn zu erwähnen, da er zu ähnlichen Untersuchungen die Anregung bieten soll. Es ist jedenfalls höchst auffallend, dass die Differenzirung der beiden Phalangen, die bereits in der achten bis zehnten Woche hätte eintreten sollen, in der dreißigsten Woche noch nicht erfolgt ist; vielleicht ist diese Entwicklungsschwäche als das erste Zeichen von Zehenverkümmerung aufzufassen; am Fuße des Europäers finden sich alle Folgen einer unzweckmäßigen Beschuhung, von den Clavis angefangen bis zu den Subluxationen und Synostosirungen der Zehenglieder; letzteres ist häufiger als man denken sollte. — Beim Fetus aus der Schlusszeit beträgt die mittlere Phalange ungefähr $^1/_{14}$ der Fußlänge; dieses Verhältnis bleibt mit nicht bemerkenswerthen Schwankungen während der ganzen folgenden Entwicklung nahezu das gleiche (nur beim dreijährigen Kind findet sich, wie bereits erwähnt, ein äußerst kurzer Zehentheil, die Mittelphalange beträgt $^1/_{20}$ der Fußlänge); beim Erwachsenen ist der Fuß 15 mal so lang als die Mittelphalange der zweiten Zehe. — Schließlich kommen wir zur Besprechung der Endphalange; dieselbe hat als der exponirteste Theil des Fußes am meisten unter den Folgen der Schuhtortur zu leiden, ihre Form wird daher verunstaltet. Beim Fetus aus der letzten Zeit des Uterinlebens beträgt sie $^1/_{20}$ der Fußlänge, beim Neugeborenen im Durchschnitt $^1/_{22}$ derselben, weiterhin schwankt das Verhältnis zwischen $^1/_{20}$ und $^1/_{25}$ der Fußlänge; beim Erwachsenen endlich ist der Fuß 29 mal so lang als die Endphalange. Bei Orang und Cynocephalus beträgt die Endphalange $^1/_{15}$, bei Hylobates $^1/_{13}$,

bei Gorilla $^1/_{14}$ (♂) bis $^1/_{12}$ (♀) der Fußlänge; während somit der relative Längenunterschied der Grund- und Mittelphalangen zwischen Orang und Gorilla recht bedeutend war, indem die ersteren bei Orang viel länger waren, ist die relative Längendifferenz der Endphalangen eine geringe; die Endphalange ist bei Gorilla relativ ein wenig länger als bei Orang.

Bezüglich des Längenverhältnisses der einzelnen Zehenglieder zu einander bestehen zwischen den einzelnen Primaten gleichfalls Unterschiede. Bei Orang Utan ist die proximale Phalange 3,6 mal so lang als die distale und 1,7 mal so lang als die mittlere; bei den übrigen Primaten ist die proximale Phalange doppelt bis $2^1/_3$ mal so lang als die distale und 1,7 bis 1,5 mal so lang als die mittlere. — Beim Fetus aus der letzten Zeit ist das Grundglied 2,3 mal so lang als das Endglied und 1,75 mal so lang als das Mittelglied. Beim Erwachsenen ist die proximale Phalange 3,1 mal so lang als die distale und 1,7 mal so lang als die mittlere Phalange. Doch existiren in Bezug auf das Längenverhältnis der einzelnen Phalangen zu einander die größten Verschiedenheiten, die sich durch die Art und den Grad der Intensität der Unbilden erklären lassen, denen der Fuß ausgesetzt war. Beim 19jährigen ♂ bestand zwischen der Grund- und Endphalange der zweiten Zehe das gleiche Längenverhältnis wie beim Fetus; der schöngebaute Fuß, welcher keinen Schädlichkeiten ausgesetzt wird, behält die ursprünglich natürliche Form und Länge der Zehen im Gegensatz zu dem gewöhnlich verunstalteten Fuße des Europäers, bei dem die Verkümmerung der Zehen als ein Produkt der unzweckmäßigen Beschuhung aufzufassen ist. — Es lässt sich nur im Allgemeinen sagen, dass die Reduktion distalwärts zunimmt. Eine Verkürzung der Zehen wird auch durch ihre Krümmung bedingt (s. pag. 152); andererseits kann auch die zweite Zehe scheinbar länger erscheinen als sie es in der That ist, wenn der zugehörige Mittelfußknochen sehr lang ist und seine Zehe dadurch geradezu vorschiebt. — Im Breslauer anatomischen Museum befindet sich eine sehr seltene Variante; die zweite Zehe eines Erwachsenen besteht (an beiden Füßen) aus vier hinter einander gelagerten Phalangen; die Grundphalange war doppelt angelegt.

Die Mittelzehe

ist bei Hylobates die längste (vermehrte Handbildung); bei Cynocephalus ist sie nebst der vierten Zehe gleichfalls die längste; bei

Orang ist sie fast eben so lang wie die zweite Zehe; bei Gorilla ist sie kürzer als die zweite (um 1,5 mm beim ♀ und um 4,5 mm beim ♂). Beim Menschen ist nun in der Regel die Mittelzehe kürzer als die zweite (in früheren Entwicklungsstadien sind sie mitunter gleich lang); der Längenunterschied beträgt beim Erwachsenen gewöhnlich 1—3 mm; von der Reduktion wird vorzüglich die Grundphalange befallen. Bezüglich der genaueren Details verweise ich auf die Tabelle (pag. 151).

Für die Mittelzehe wurde auch das Verhältnis, in dem die übrigen Fußabschnitte zu ihr stehen, bestimmt und gefunden, dass es beim Fetus durchaus nicht identisch ist mit dem ausgebildeten Zustande (vgl. pag. 123 und ff.).

Lucae betont beim Neger die Kürze der Zehen gegenüber dem Europäer. Die Behauptung steht aber in Widerspruch mit seinen eigenen Messungen, wonach die Länge

des Tarsus beim . . { Neger 55 mm . . . . . } während die Mittelzehe { 48 mm
{ Europäer 68,8 mm (Mittel aus 6 ♂) . . . . . } { 48,1 mm

beträgt. Es fällt ja gleich auf, dass die Zehenlängen beim Neger und Europäer fast absolut gleich erscheinen, während der Tarsus beim Neger um 13,8 mm kürzer ist; dabei ist zu bemerken, dass Lucae die Länge des Tarsus erst vom oberen Vorderrand der Talusrolle bis zum Os metatars. III maß, so dass also der Talus- und Calcaneuskörper überhaupt nicht in die Messung einbezogen wurden.

Die vierte Zehe

ist bei Cynocephalus eben so lang wie die dritte und mit ihr die längste überhaupt. Bei den übrigen Affen ist sie durchwegs kürzer als die vorhergehende. Bei Orang beträgt der Unterschied 20 mm, bei Hylobates 2 mm, bei Gorilla 10 (♀) bezw. 6,5 (♂) mm. Beim Menschen ist die vierte Zehe durchgehends kürzer als die dritte. Die Zehenlänge nimmt lateralwärts ab; die konvexe Linie, welche die Zehenspitzen verbindet, fällt dem entsprechend nach außen ab. Der Längenunterschied beträgt beim Fetus aus dem 7. Monat 1 mm, beim Neugeborenen $^1/_2$ bis 2 mm, in den ersten Kinderjahren zwischen 1 bis 4 mm, beim Erwachsenen zwischen $2^1/_2$ bis 5 mm; die Unterschiede wachsen mit der Zunahme der Zehenlängen. Es findet aber lateralwärts nicht bloß eine Längenabnahme statt, sondern auch eine

Reduktion in den übrigen Durchmessern. — Die Länge der vierten Zehe beträgt bei Orang $^{3,8}/_{10}$ der Fußlänge, bei Hylobates fast $^{3,9}/_{10}$, bei Cynocephalus $^{3,3}/_{10}$ und bei Gorilla am kürzesten $^{3}/_{10}$ der Fußlänge. Beim Menschen schwankt die vierte Zehenlänge zwischen $^{1,9}/_{10}$ bis $^{2}/_{10}$ (beim 1jährigen Kinde war sie länger, $^{2,2}/_{10}$ der Fußlänge). — Das Längenverhältnis der einzelnen Phalangen zu einander kann aus der Tabelle leicht ersehen werden. Bei Orang ist die Grundphalange $3^{1}/_{2}$mal so lang als die Endphalange und fast doppelt so lang wie die Mittelphalange; bei den übrigen Primaten ist das Grundglied durchwegs kürzer; bei Hylobates ist es 2,2mal, bei Cynocephalus 2mal, bei Gorilla 2,4 (♂) bezw. 2,3 (♀) mal so lang als das Endglied und 1,6 (Hylobates und Cynocephalus), bezw. 1,5 (Gorilla ♂) bezw. 1,8mal (Gorilla ♀) so lang als die Mittelphalange. — Beim Menschen wechselt dieses Verhältnis je nach der Stärke der Reduktion der End- bezw. Mittelphalange. Das Grundglied ist im Allgemeinen 2 bis 3mal so lang als das Endglied. Bei der vierten Zehe fand ich die Mittelphalange mitunter sehr stark von der Reduktion befallen, manchmal war sie sogar kürzer als die Endphalange. — Die Längenmessungen fallen wegen der Variabilität dieser Verhältnisse an den End- und Mittelphalangen der kleinen Zehen oft sehr verschieden aus. Der äußere Zehentheil leidet ja ganz besonders unter dem von allen Seiten auf ihn einwirkenden Drucke (von innen sind es die oft stark abducirten ersten Zehen, von den übrigen Seiten ist es der Schuhdruck). Er steht somit unter den denkbar ungünstigsten Entwicklungsbedingungen und verkümmert daher. Da nun die Intensität der Schädlichkeiten eine verschiedene ist, so ist auch der Grad dieser Verkümmerung an den einzelnen Füßen ein verschieden starker.

Die fünfte Zehe

verdient bei den Affen nicht den Namen »Kleinzehe«; bei Orang ist sie z. B. mehr als dreimal so lang (3,27) als die erste Zehe; bei den übrigen Primaten ist der Unterschied viel geringer; bei Hylobates ist die fünfte Zehe 1,2mal, bei Cynocephalus 1,6mal, bei Gorilla $1^{1}/_{4}$mal so lang als die erste. Beim Menschen ist nun die fünfte Zehe in der That die kleinste, doch ist ihr Verhältnis zur Fußlänge in den einzelnen Altersstufen ein verschiedenes; im 7. Fetalmonat beträgt sie $^{1,9}/_{10}$ der Fußlänge, beim Neugeborenen schwankt das Verhältnis zwischen $^{1,8}/_{10}$ bis $^{1,9}/_{10}$ derselben; im wei-

teren Verlaufe der Entwicklung nimmt nun die fünfte Zehe im Vergleich zur Fußlänge stetig ab, beim Erwachsenen beträgt sie $^{1,6}/_{10}$ derselben. Die Reduktion ergreift vorzüglich die Grund- und Mittelphalange. Während in den früheren Entwicklungsstadien das Mittel- und Endglied der fünften Zehe gleich lang sind oder das letztere sogar kürzer, ist beim Erwachsenen das Verhältnis umgekehrt. Die Endphalange ist länger als die Mittelphalange (um 2 mm). Beim Neugeborenen ist im Durchschnitt das Grundglied der fünften Zehe 2,66 mal so lang als das Endglied und 2,52 mal so lang als das Mittelglied, beim Erwachsenen ist das Grundglied 2,75 mal so lang als das Endglied und 3,6 mal so lang als das Mittelglied. Die fünfte Zehe ist in Rückbildung begriffen; die Form des Mittelgliedes hat oft nichts mehr von der Phalangenform, sie sieht aus als wären die vordere und hintere Gelenkfläche gegen einander geschoben und dadurch ist sie oft so verkürzt, dass sie breiter erscheint als lang. Die fünfte Zehe ist ein Lieblingssitz von allen Folgen unzweckmäßiger Beschuhung; nicht selten synostosirt die Mittel- mit der Endphalange. Sie wird daher am intensivsten von der Reduktion befallen; während sie beim Neugeborenen im Mittel 183 Theile der Fußlänge = 1000 beträgt, sinkt sie beim Erwachsenen auf 157 Theile derselben.

Bei den Primaten ist die fünfte Zehe wohlausgebildet; bei Orang beträgt sie $^{3,6}/_{10}$ der Fußlänge, bei Hylobates $^{2,9}/_{10}$, bei Cynocephalus und Gorilla $^{2,6}/_{10}$ derselben. Das Grundglied ist bei Orang 3,7 mal so lang als das Endglied und 1,8 mal so lang als das Mittelglied; diese Maße stellen sich bei Hylobates auf 2,4 bezw. 1,5, bei Cynocephalus auf 2,1 bezw. 1,8, bei Gorilla ♂ auf 2,6 bezw. 1,6, bei Gorilla ♀ auf 2,15 bezw. 1,7; die Mittelphalange ist durchweg länger als die Endphalange.

Das Verhältnis, in dem die Längen der Grundphalangen der einzelnen Zehen zu einander stehen, kann leicht aus der Tabelle ersehen werden; das Gleiche gilt für die Mittel- und Endphalangen; ich verweise daher auf pag. 151.

Die Fußbreite; der Malleolenabstand.

Die Fußbreite wurde in der Gegend der Basis der Mittelfußknochen gemessen; als Malleolenabstand wurde an der Rückseite des

Unterschenkels der quere Abstand der Außenflächen beider Malleolen bestimmt. Den absoluten Maßen (in mm) wurden auch relative Werthe hinzugefügt, für welche — wie in den früheren Tabellen — die Fußlänge = 1000 als Einheit genommen wurde. Die Breite des Fußskelettes ist bei den einzelnen Affen recht verschieden; bei denselben verbreitert sich der Fuß nach vorn, was namentlich durch die Abduktionsstellung der Großzehe bewirkt wird; die Messung wurde nun bei den Primaten nicht an der breitesten Stelle vorgenommen, sondern — wie erwähnt — an der Basis metatarsi.

Absolute und relative Fußbreite und Malleolenabstand.

Name und Alter	Fußbreite		Malleolenabstand		Name und Alter	Fußbreite		Malleolenabstand	
	abs.	rel.	abs.	rel.		abs.	rel.	abs.	rel.
Orang Utan	72	238	61	202	Neonatus	24	328	25	342
Cynocephalus Bab.	33	213	31	200	-	25	342	fehlt	
Hylobates concolor	24,5	206	23	193	-	26	333	26	333
Gorilla ♀	61	284	55	256	-	28	341	26	317
- ♂	85	323	75	285	Kind 1 Jahr alt	27,5	335	28	341
Fetus $3^1/_2$ Monat	5	303	4,5	273	- $1^1/_4$ - -	32	337	29	305
- 5 - -	8	291	8	291	- 3 - -	32	330	31	320
- 7 -	13	302	13	302	Knabe 2 Jahr alt	34	330	34	330
- letzte Zeit	18,5	319	19	328	- $4^1/_2$ - -	42	347	41	339
					19jähr. Mann	70	326	64	298
					Erwachsener	75	328	67	293

Unter den Primaten hat Hylobates im Vergleich zur Fußlänge den schmälsten Fuß ($^1/_5$ der Fußlänge); nicht viel breiter ist der Fuß des Cynocephalus; Orang hat einen etwas breiteren Fuß ($^1/_{4,2}$ der Fußlänge); den breitesten Fuß hat Gorilla; beim ♀ beträgt die Fußbreite $^1/_{3,5}$ der Fußlänge, beim ♂ fast $^1/_3$ derselben. Gorilla ♂ steht auch in diesem Punkte dem Menschen näher als das ♀. Beide stehen aber in Bezug auf die Fußbreite dem menschlichen Fetus viel näher als den übrigen untersuchten Primaten. Beim Fetus scheint der Fuß gegen das Ende des Fetallebens intensiver in die Breite zu wachsen; bis zum 7. Fetalmonate beträgt die Fußbreite ungefähr $^3/_{10}$ der Fußlänge, am Ausgange des Fetallebens aber $^{3,2}/_{10}$ derselben. Beim Neugeborenen schwankt die relative Fußbreite zwischen $^{3,3}/_{10}$ und $^{3,4}/_{10}$ der Fußlänge. Das gleiche Verhältnis herrscht während der Kinderjahre; beim Erwachsenen beträgt die Fußbreite $^1/_3$ der

Fußlänge; sie ist ungefähr dreimal so breit als beim Neugeborenen; bei letzterem erscheint der Fuß im Vergleich zur Länge etwas breiter als beim Erwachsenen; im Durchschnitt besteht beim Neugeborenen das Verhältniss 336 : 1000, beim Erwachsenen 328 :1000 (1000 = Fußlänge); der Unterschied ist jedoch sehr gering. Manche Autoren haben die Fußbreite in Beziehung gebracht zur Gesammthöhe des Körpers und haben gefunden, dass der Fuß beim Neugeborenen relativ breiter ist als beim Erwachsenen; nun wächst aber der Körper viel intensiver in die Höhe als der Fuß in die Breite. Nach Quetelet ist der Neugeborene 50 cm lang, der Erwachsene 167,5 cm, nach Zeising betragen diese Maße 48,5 bezw. 167,2 cm. Der Erwachsene ist somit nach Quetelet 3,35mal so lang als der Neugeborene, nach Zeising 3,45mal. Würde der Fuß auch so intensiv in die Breite wachsen wie der Körper in die Höhe, so müsste die Breite des Fußskelettes beim Erwachsenen statt 75 mm betragen 86 mm bezw. 88,8 mm. Da nun die gewählte Einheit (die Körperhöhe) viel intensiver in die Länge wächst, so erscheint natürlich der Fuß des Erwachsenen im Vergleich zu derselben schmäler, während der Fuß des Neugeborenen im Vergleiche zu seiner kurzen Körperlänge breiter erscheint. In Wahrheit aber ändert der Fuß das Verhältnis seiner Breite zur Länge während der postfetalen Entwicklung — abgesehen von vereinzelten individuellen Abweichungen — nicht wesentlich; die relative Breitendifferenz ist unbedeutend. Dagegen lässt sich eine relative Breitenzunahme gegenüber dem fetalen Fuß nachweisen. Bis zum 7. Monate beträgt die Breite des Fußes $^3/_{10}$ der Länge desselben, beim Erwachsenen $^{3,3}/_{10}$ desselben. Nach Zeising fällt das stärkste Breitenwachsthum des Fußes ins erste Triennium.

Absolutes Breitenwachsthum in Centimetern nach Zeising.

	Neugeborener	Jahre				Absolutes Wachsthum bis zum 15. Jahre	Wachsthum vom 15. Jahre bis zum 21. Jahre
		0—3	3—6	6—9	9—15		
Stärkste Fußbreite	3,3	2,7	1,4	0,6	1,0	5,7	0,6

Die Zahlen erscheinen etwas größer als in meiner Tabelle, weil Zeising die »stärkste Fußbreite« am intakten Fuße (also inclus. der Hautbedeckung) maß, während meine Messungen nur an Skeletten bestimmt wurden. Das intensivste Breitenwachsthum des Fußes fällt in das erste Triennium, somit in die Zeit der Erlernung des auf-

rechten Ganges; es ist klar, dass je größer die Basis des Fußgewölbes ist, je ausgedehnter die Unterstützungsfläche des aufrechten Körpers ist, desto größer ist auch die Stabilität. Die Breite des Fußgewölbes beim Menschen bietet einen genügenden Halt für die Körperlast. Gorilla, welcher unter allen Affen den aufrechten Gang noch am menschenähnlichsten ausüben kann, hat desshalb auch den breitesten Tarsus unter ihnen.

Der Malleolenabstand steht in naher Beziehung zur Ausbildung des Talocruralgelenkes; mit der Breitenzunahme des Talus geht natürlich auch eine Verbreiterung der Malleolenklammer einher (bezüglich der Stellung der Malleolen s. I. Theil pag. 30). Bei den Primaten ist der Abstand der Malleolen verschieden groß; bei Orang, Cynocephalus und Hylobates beträgt er $^1/_5$ der Fußlänge, bei Gorilla ♀ $^1/_4$ und bei Gorilla ♂ $^1/_{3,5}$ derselben; ähnlich dem letzteren verhält sich in dieser Beziehung auch der Fetus bis zum 5. Monate. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung erfolgt ein starkes Breitenwachsthum der Talusrolle, die Knöchel rücken aus einander und werden selbst sehr kräftig (besonders der fibulare Malleolus); im Zusammenhange damit nimmt der Malleolenabstand zu, er beträgt im 7. Monate $^1/_{3,3}$ der Fußlänge, am Ende des Fetallebens sogar $^1/_3$ derselben. Das letztgenannte Verhältnis bleibt im Allgemeinen während der folgenden Entwicklungszeit erhalten (abgesehen von individuellen Schwankungen, beim $1^1/_4$jährigen Kinde betrug der Malleolenabstand nur $^1/_{3,3}$ der Fußlänge). Beim Erwachsenen beträgt der Malleolenabstand $^1/_{3,3}$ der Fußlänge, ist also relativ kürzer als beim Neugeborenen. Der Malleolenabstand ist beim Menschen und beim Gorilla im Gegensatze zu Hylobates, Cynocephalus und Orang Utan größer; dies ist bedingt durch die intensivere Entfaltung des Sprunggelenkes und jener dasselbe konstituirenden Gelenkkörper; diese mächtige Ausbildung des oberen Sprunggelenkes, die Verbreiterung der Talusrolle ist von hohem mechanischen Vortheil für die Stabilität des aufrechten Ganges (siehe I. Theil pag. 20). Schließlich ist noch das Verhältnis des Malleolenabstandes zur Fußbreite zu erwähnen; beim Fetus sind sie entweder gleich groß oder sie differiren nicht sehr wesentlich von einander; beim $3^1/_2$ monatlichen Fetus war der Fuß $^1/_2$ mm breiter als der Malleolenabstand, am Ausgange des Fetallebens war gerade das Gegentheil der Fall. Ähnlich wie beim Fetus verhielt es sich auch beim Neugeborenen; doch macht sich bald die größere Energie des Breitenwachsthums des Fußes geltend. Beim Erwach-

senen ist nun der Malleolenabstand um circa 8 mm schmäler als die Breite des Fußskelettes.

Wenn wir nun die Hauptmomente der vorhergehenden Untersuchung über die Dimensionen des Fußskelettes zusammenfassen, so ersehen wir aus ihnen die vielen gemeinsamen Züge, die der Mensch in seinen frühen Entwicklungsphasen mit Gorilla hat, ferner das Verhältnis, in dem der letztere zu den übrigen Primaten steht; von Orang Utan ist er weiter entfernt als vom Fetus und in vieler Beziehung auch vom Erwachsenen. Die Entfaltung der einzelnen Fußabschnitte bei dem letzteren ist das Resultat einer Mehrleistung einerseits und einer Minderleistung andererseits. Die Plusfunktion wird durch die statische Leistung des Fußes als Stütz- und Bewegungsapparat des aufrechten Körpers bedingt; die Orthoskelie überträgt die Körperlast von vier auf zwei Stützen und erklärt dadurch das Überwachsthum der Fußwurzel in ihren sämmtlichen Dimensionen. Die Minusfunktion wird durch den Ausfall der Greifthätigkeit bedingt und erklärt dadurch die Reduktion der vier kleinen Zehen, die fast nur für die Elasticität des Ganges von Bedeutung sind. Beim Fetus hat der Tarsus noch nicht jene relativ so mächtige Entfaltung erreicht, wie sie der Erwachsene besitzt; die Zehen sind bei ihm auch nicht in dem Maße reducirt wie bei letzterem. Er bekundet dadurch mehr Ähnlichkeit mit Gorilla als der Erwachsene.

Das Längenverhältnis der Fußwurzel zu den anderen Fußabschnitten spricht selbst eine deutliche Sprache:

	Tars. : Fußlänge	Tars. : Os met. III	Tars. : Mittelzehe
Orang Utan	281 : 1000	86 : 100	63 : 100
Gorilla ♂	445 : 1000	133 : 100	137 : 100
Fetus bis zum 5. Monate	439 : 1000	143 : 100	188 : 100
Erwachsener	524 : 1000	171 : 100	255 : 100

Diese knappen Zahlen beweisen, wie weit Gorilla von Orang entfernt ist, wie nahe der Fetus dem Gorilla und wie fern er dem Erwachsenen steht.

Der Tarsus des Neugeborenen ist im Mittel 5,19 mal so lang als jener des $3^1/_2$ monatlichen Fetus; der dritte Mittelfußknochen ist 4,9 mal so lang als beim $3^1/_2$ monatlichen Fetus; die Mittelzehe ist aber bloß 4,37 mal so lang.

Der Tarsus des Erwachsenen ist 3,17 mal so lang als jener des Neugeborenen (im Durchschnitt), der dritte Mittelfußknochen 2,86, die Mittelzehe 2,83 mal. Der Tarsus zeigt also sowohl während der uterinen wie während der extra-uterinen Entwicklung das intensivste Wachsthum, die Zehe das geringste; in der Mitte zwischen beiden steht der Metatarsus. Die Wachsthumsintensität des Fußes nimmt somit distalwärts ab. Die Reduktion der Zehen, welche sich bereits während des Fetallebens — wenn auch nicht so weit vorgeschritten wie beim Erwachsenen — findet, ist aufzufassen als die Folge einer vererbten geringen Wachsthumsenergie. Seit Jahrtausenden übt bereits der Mensch den aufrechten Gang aus; seit eben so langer Zeit ist die Verwendung der Zehen zum Greifen entfallen; diese fielen daher einer regressiven Metamorphose anheim, sie verkümmerten in Folge ihrer Inaktivität. Dieser sich durch zahllose Generationen fortsetzende Process der verminderten Inanspruchnahme und daher der Reduktion der Zehen, bewirkte schließlich eine Stabilisirung dieser Reduktion, die einst als individuelle Bildung erworben sein dürfte.

Die embryonale Anlage der Großzehe ist daumenähnlich (analog den Primaten). Erst nach der 9. Embryonalwoche verlässt die Großzehe die ursprüngliche, abducirte Stellung; selbst beim Neugeborenen zeichnet sie sich durch eine große Mannigfaltigkeit der Bewegungen aus, und kann mit Leichtigkeit abducirt werden. — Die unteren Extremitäten sind ferner beim Fetus gleich lang oder kürzer als die oberen; auch dies ist affenähnlich. Höchst auffallend ist die Kürze des Unterschenkels beim Fetus und selbst beim Neugeborenen; die Tibia ist beim Neugeborenen 1,19 mal so lang als der Fuß, beim Erwachsenen dagegen 1,61 mal. Beim Gorilla ist die Tibia 1,06-mal so lang als der Fuß, bei Orang nur 0,83 mal. Wir ersehen somit, dass Gorilla eine bedeutend längere Tibia im Verhältnis zum Fuße besitzt als Orang; er ist bereits der Ausübung des aufrechten Ganges fähig. Der Neugeborene steht in dieser Beziehung (Tibia: Fußlänge) dem Gorilla bedeutend näher als dem Erwachsenen. Die lange Tibia ist ein mechanisches Postulat der Orthoskelie. — Die größere Breite des menschlichen Fußes stellt gleichfalls ein Produkt seiner Funktion dar; das Piedestal, welches die schwere Körperlast mit Leichtigkeit zu tragen im Stande sein soll, muss massiv gebaut sein. Bei jenen Primaten, welche den aufrechten Gang aus-

üben können, z. B. bei Gorilla, ist der Fuß aus diesem Grunde auch breiter als bei den anderen.

Fassen wir das Resultat unserer bisherigen Darlegungen zusammen, so werden wir zu dem Schlusse getrieben, dass der Mensch in Bezug auf die Dimensionen der Tibia und des Fußskelettes in frühen Entwicklungsphasen eine auffallende Ähnlichkeit mit niederen Zuständen darbietet. Diese Ähnlichkeit gründet sich nicht auf vereinzelte gemeinsame Merkmale, sondern sie lässt sich bis in Einzelheiten verfolgen.

Die Stellung des Fußes, die Form der Knochen, der Bau und der Mechanismus der Gelenke und die einzelnen Dimensionen des Fußskelettes sind beim Fetus und zum großen Theile noch beim Neugeborenen entschieden affenähnlicher als beim Erwachsenen. In je frühere Entwicklungsphasen wir uns vertiefen, desto geringer werden die Unterschiede, desto sprechender die Ähnlichkeiten des Menschen mit den Anthropoiden. Die Zusammenstellung aller einzelnen Thatsachen, die in dieser Arbeit vorgeführt wurden, ergiebt ein Mosaik, welches in der menschlichen Entwicklung vorübergehend eine auffallende Ähnlichkeit mit niederen Zuständen besitzt. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung erlöschen allmählich diese Ähnlichkeiten, bis endlich beim Erwachsenen die höchste Vollendung der Formen des Fußskelettes erreicht ist; diese erweist sich klar und ungezwungen als ein Produkt des aufrechten Ganges.

Am Schlusse der Arbeit erfülle ich ein wahres Herzensbedürfnis, indem ich dem hochverehrten Herrn Geheimrath Professor Dr. C. Gegenbaur für die Anregung zu dieser Arbeit wie für die liberale Überlassung des Materials der Heidelberger Anatomie aufs innigste danke. Herrn Professor Dr. H. Klaatsch bin ich gleichfalls zu herzlichem Dank verpflichtet für die rege Aufmerksamkeit und Unterstützung mit Rathschlägen, die er meiner Arbeit schenkte.

Litteraturverzeichnis.

A. Bardeleben, Lehrbuch der Chirurgie. 5. Aufl. Berlin 1867.

Bischoff, Beiträge zur Anatomie des Hylobates leuciscus etc. Königl. Bayr. Akademie der Wissenschaften. II. Kl. Bd. X. 3. Abth. München 1870.

C. Boegle, Die Entstehung und Verhütung der Fußabnormitäten auf Grund einer neuen Auffassung des Baues und der Bewegung des normalen Fußes. München 1893.

A. E. Brehm, Thierleben. 2. Aufl. Leipzig 1877.

H. Burtscher, Das Wachsthum der Extremitäten beim Menschen und bei Säugethieren von der Geburt an. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. II. Leipzig 1877.

J. F. Dieffenbach, Über die Durchschneidung der Sehnen und Muskeln. Berlin 1841.

E. Dubois, Pithecanthropus erectus. Batavia 1894.

Eschricht, Über Fötalkrümmungen. Deutsche Klinik. Nr. 44. 1851.

C. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 5. Aufl. 1892.

E. Haeckel, Anthropogenie. 3. Aufl. Leipzig 1877.

Bessel Hagen, Pathologie des Klumpfußes. I. Heidelberg 1889.

W. Henke, Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke. Leipzig 1863.

Henke und Reyher, Studien über die Entwicklung der Extremitäten des Menschen, insbesondere der Gelenkflächen. Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. LXX. 1874.

Henke, Zur Anatomie des Kindesalters, im »Handbuch der Kinderkrankheiten« von C. Gerhardt. I. Tübingen 1877.

Henle, Handbuch der Anatomie des Menschen. Braunschweig 1855.

C. Hüter, 1) Anatomische Studien an den Extremitätengelenken Neugeborener und Erwachsener. Virchow's Archiv. Bd. XXV. 1862.

—— 2) Zur Ätiologie der Fußwurzelkontrakturen. Langenbeck's Archiv. Bd. IV. 1863.

T. H. Huxley, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Übersetzt von F. Ratzel. Breslau 1873.

F. König, Specielle Chirurgie. 6. Aufl. Berlin 1894.

K. Langer, Über das Sprunggelenk der Säugethiere und des Menschen. Denkschrift der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. XII. Wien 1856.

Langer-Toldt, Lehrbuch der Anatomie. 1893.

E. Leser, Specielle Chirurgie. 2. Aufl. 1895.

F. Liharzik, Das Gesetz des menschlichen Wachsthums. Wien 1858.

A. Lorenz, Über Transformation der Knochen etc. Klinische Zeit- und Streitfragen. Bd. VII. Heft 3. Wien 1893.

J. C. Lucae, Die Hand und der Fuß etc. Abhandlungen der Senckenbergschen naturforsch. Gesellschaft. B. V. Frankfurt a. M. 1864—1865.

A. Lücke, Über den angeborenen Klumpfuß. Sammlung klinischer Vorträge von R. Volkmann. Chirurgie Nr. 6.
H. Luschka, Die Anatomie der Glieder des Menschen. Tübingen 1865.
H. von Meyer, 1) Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. Leipzig 1873.
—— 2) Ursache und Mechanismus des erworbenen Plattfußes. Jena 1883.
—— 3) Statik und Mechanik des menschlichen Fußes. Jena 1886.
H. Morestin, Note pour servir à l'étude de l'anatomie du calcaneum. Bullet. de la Société Anatomique de Paris. Tome VIII. F. 23. Okt.-Nov. 1894.
F. Neugebauer, Einige Worte über die sematologische und diagn. Bedeutung der menschlichen Gangspuren. Volkmann's Sammlung klin. Vorträge. N. F. Nr. 126. Leipzig 1895.
F. Pitha, Die Krankheiten der Extremitäten. Handbuch der allgemeinen und speciellen Chirurgie, red. von Billroth und Pitha. Bd. IV. 1. Abth. Erlangen 1868.
J. Ranke, Der Mensch. I und II. Leipzig 1887.
E. Rothschuh, Über die Fußmuskeln der Primaten und des Menschen. Inaug.-Dissert. München. Verlag bei La Ruelle. Aachen 1889.
H. Schaafhausen, Anthropologische Studien. Bonn 1885.
M. Tarin, Osteographie ou Description des os de l'adulte, du foetus etc. Paris, chez Briasson 1753.
G. Tornier, Das Fußgewölbe in seinen Hauptmodifikationen. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. 1894. Nr. 2.
O. Vierordt, Zur Physiologie des Kindesalters. in: C. Gerhardt's Handbuch der Kinderkrankheiten. I. Tübingen 1877.
H. Vierordt, Anatomische, physikalische und physiologische Daten und Tabellen. Erlangen 1889.
R. Volkmann, Verletzungen und Krankheiten der Bewegungsorgane. in: Billroth und Pitha, Handbuch der allgemeinen und speciellen Chirurgie. Bd. II. II. Abth. Stuttgart 1882.
R. Wiedersheim, Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. 2. Aufl. Leipzig und Freiburg 1893.
J. Wolff, Das Gesetz der Transformation der Knochen. Berlin 1892.

Kleinere Mittheilungen über Korallen.

Von

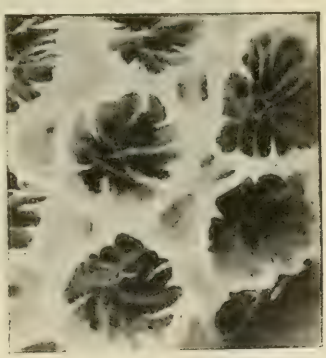
G. v. Koch.

Mit 8 Figuren im Text.

10. Zwischenknospung bei recenten Korallen.

Unter der Bezeichnung »Zwischenknospung« habe ich früher[1] die ungeschlechtliche Vermehrung von Favosites gothlandica geschildert, ohne recente Formen zum Vergleich heranzuziehen und halte es desshalb für wünschenswerth, den gleichen Vorgang auch bei einer solchen kurz darzustellen. Als das beste dazu geeignete Objekt erschien mir von den mir zugänglichen Formen Alveopora retusa Verrill, die mir in gut erhaltenen Skeletten vorlag. Man sieht hier schon beim oberflächlichen Betrachten günstiger (möglichst konvex herausgewölbter) Stellen der Oberfläche, wie zwischen den älteren, rundlichen oder polygonalen Kelchmündungen sich Lücken bilden, die von den ausgehenden Knospen ausgefüllt werden (vgl. Fig. 1).

Fig. 1.



Kleines Stückchen von der Oberfläche eines Stockes von Alveopora retusa Verr., mäßig vergrößert. In den Lücken zwischen den Kelchen befinden sich junge Knospen.

Deutlicher wird der Vorgang selbst und seine Übereinstimmung mit Fa-

[1] Palaeontographica. XXIX. III. Folge. Bd. V. G. v. Koch, Die ungeschlechtliche Vermehrung (Theilung und Knospung) einiger paläozoischer Korallen, vergleichend betrachtet. Mit 3 Tafeln. (Taf. II Fig. 1—7.)

vositesknospung bei genauerer Untersuchung an aufgebrochenen Stücken und an Schliffen. Betrachtet man den Bau des Skelettes etwas näher, so fallen zuerst die Septen auf, von welchen der frei nach innen hervorragende Theil in Reihen über einander und ziemlich weit von einander entfernt stehender konischer Dornen aufgelöst ist, die nur an ihren basalen Enden verbunden sind und da einen rundlichen Stab bilden, den man als den eigentlichen Kern des

Fig. 2.

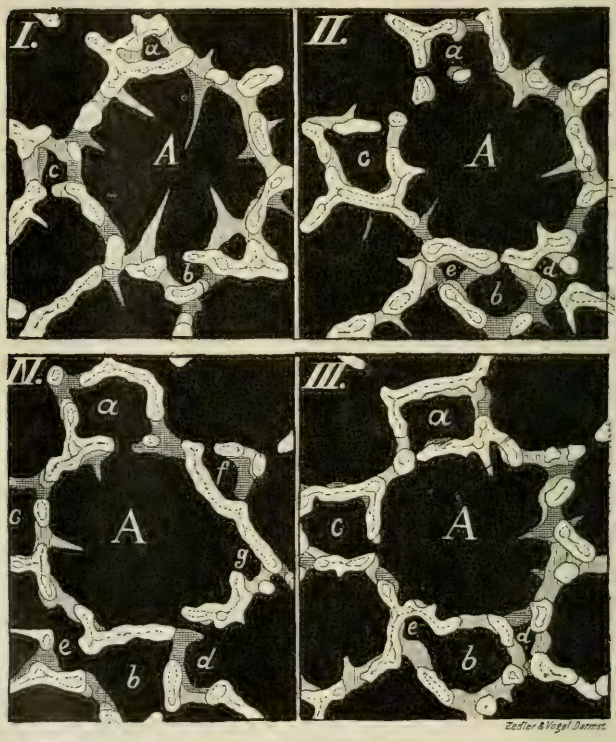


Abbildung einer Serie von 12, zu je 3 auf einer Figur vereinigten Schliffen durch einen erwachsenen, mit Knospen umgebenen Kelch *A* von Alveopora retusa Verrill. Mäßig vergrößert.

Septum anzusehen hat. In der Tiefe der Kelche verschmelzen auch die Spitzen der Dornen mit einander (dies ist auf der Fig. 1 rechts oben deutlich) und bilden in der Mitte der Kelche ein Geflecht, das man mit einer Columella vergleichen kann. Die eben angeführten »Septenstäbe« sind unter sich durch quere, nahezu cylindrische Verbindungsstücke, welche als »Synapticula« zu bezeichnen sind, verbunden

und bilden mit diesen die »Mauern« (Theca) der Kelche, die desshalb hier als ziemlich weitmaschige Netze erscheinen, während im Gegensatz dazu die Mauern von Favosites gothlandica solide Wände bilden, die nur hier und da eine kleine Öffnung besitzen. Die »Septaldornen« sind bei beiden Formen sehr ähnlich gebildet und angeordnet.

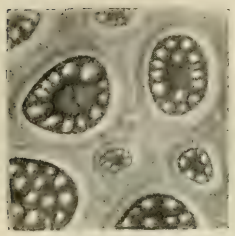
Um die Anlage und Ausbildung der neuen (Knospen-) Kelche genauer verfolgen zu können, bedient man sich am zweckmäßigsten der schon öfter beschriebenen Methode des successiven Abschleifens und Zeichnens, resp. Photographirens. Zur leichteren Übersicht kann man später mehrere Zeichnungen (durch Aufeinanderpausen) über einander legen, wie es auf nebenstehenden Abbildungen geschehen ist, bei denen in jeder drei einzelne Zeichnungen vereinigt sind, und zwar ist die erste, unterste durch Kreuzschraffen, die mittlere durch einfache Schraffen kenntlich gemacht, während die letzte, obere weiß gelassen wurde. Man erkennt auf Abb. 2 Fig. I einen älteren Polypen *A* mit deutlichen Septaldornen und in seiner Wandung resp. in den Lücken zwischen ihm und den Nachbarkelchen drei kleine Knospen *a*, *b*, *c*. Abb. II zeigt die Knospen *a*, *b*, *c* bedeutend erweitert und zwei neue (*e* und *d*) an Stellen, wo vorher nur die einfache Mauer vorhanden war, angelegt. Auf III und IV sind die Knospen *a*—*e* weiter entwickelt und zwei neue, *f* und *g*, dazu gekommen. Wegen der sieb- oder netzartigen Beschaffenheit der Mauer sind die Kelchhöhlen der Knospen nicht so scharf von denen der älteren Polypen oder von denen benachbarter Knospen getrennt, wie dies bei Favosites der Fall ist, auch ist ihre Gestalt unregelmäßiger als dort. Durch das Vorhandensein der vielen Lücken in der Mauer wird auch bedingt, dass auf den Schliffen die Knospen abwechselnd mit einem oder dem anderen Kelch in Verbindung stehen.

Es mag hier noch die Bemerkung Platz finden, dass die Skelettheile von Alveopora retusa häufig rundliche oder unregelmäßige Höhlungen besitzen (sie sind auf den Abbildungen durch punktirte Kontouren angedeutet, während die Primärstreifen, die meistens klar hervortreten, wie bei Favosites als einfache Linien dargestellt sind), welche trotz ihrer gleichmäßigen Verbreitung in den untersuchten Stücken doch wahrscheinlich nicht den normalen Zustand darstellen. In vielen derselben konnte ich Schwammnadeln nachweisen, und ist es desshalb wahrscheinlich, dass sie durch Bohrschwämme hervorgebracht werden.

Ganz ähnlich wie bei Alveopora retusa ist die Knospung bei

Goniopora mollucensis Brüggem., von welcher mir einige Stückchen in Alkohol mit Weichtheilen konservirt vorliegen[1], von denen eines zum Theil auf nebenstehender Figur (3) von der Fläche gesehen wiedergegeben ist. An den Polypen, von denen einige ausgewachsene und mehrere Knospen dargestellt sind, sind die Tentakel so stark zusammengezogen, dass sie fast kugelig geworden sind, auch erscheinen die Zwischenräume viel größer als bei Alveopora und man würde eine ganz falsche Vorstellung von der Breite derselben bekommen, wenn man außer Acht ließe, dass die Leibeswand eine Ringfalte um den Tentakelkreis bildet, welche zum Schutz der Tentakel und durch die Einwirkung des Alkohols sich sehr stark kontrahirt hat. — Wie sich bei Betrachtung des gereinigten Skelettes zeigt, sind auch hier die Mauern porös und die Septen sind durchbrochen, wenn sie auch nicht in Dornen wie bei Alveopora und Favosites aufgelöst sind. Über die Art der Knospung geben ebenfalls Schliffserien den besten Aufschluss, und zeigen solche, dass der Vorgang im Ganzen mit dem bei Alveopora beobachteten übereinstimmt, nur bekommt man hier nicht so einfache und klare Bilder, weil das Skelet viel komplicirter ist; auch ist die Knospung an den mir vorliegenden Stücken viel sparsamer und die Zunahme an Umfang der Kelchhöhle erfolgt sehr langsam, so dass eine große Anzahl von Schliffen nothwendig ist, um den Anfang einer an der Oberfläche gerade noch deutlich erkennbaren Knospe in der Tiefe des Stockes aufzufinden. Ich gebe desshalb aus einer solchen Serie von circa 60 Schliffen nur 2mal 2 zu je einem Bilde kombinirte Zeichnungen wieder. *a* Schliff 3 und 4, *b* Schliff 40 und 42 (von

Fig. 3.



Theil der Oberfläche eines Stockes von Goniopora mit Weichtheilen in Alkohol.

Fig. 4.

jüngere ältere

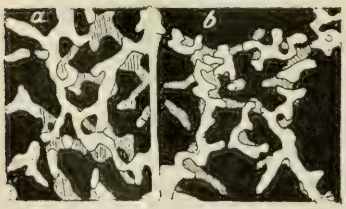


Abbildung von Schliffen durch eine Knospe von Goniopora. *a* ziemlich tief in der Nähe des Ursprungs. *b* in der Nähe der Oberfläche.

[1] Ich verdanke dieses ausgezeichnet konservirte Material der Güte des Herrn Dr. Sluiter, welcher es für mich bei Batavia sammelte und dem ich dafür zu großem Dank verpflichtet bin.

der Oberfläche nach der Basis zu gezählt), aus denen man die Übereinstimmung mit II bis IV Fig. 2 ersehen kann.

Unter Berücksichtigung der Weichtheile ist es leicht zu konstatiren, dass die Knospen aus dem Theil der Körperhöhlung hervorgehen, die zwischen der äußeren Skeletfläche und der Leibeswand, welche letztere das Material zu Tentakeln, Mundscheibe und Schlundrohr liefert, liegt, und stimmt desshalb die Zwischenknospung im Wesentlichen mit der Cönenchym- (Cönosark-) Knospung überein und erscheint von dieser hervorgegangen, indem die Zwischenräume der Einzelpolypen, die bei letzterer oft ziemlich bedeutend sind, kleiner werden, ja sie fallen beim Skelet schließlich ganz weg, wenn die einfache Wand eines Polypen zugleich die des Nachbars ist. Hier könnte man zwar auch den über der Mauerkante gelegenen Theil der Leibeswand als Cönosark bezeichnen, man kann ihn aber mit mehr Recht den Polypen zusprechen.

11. Knospung von Favia cavernosa Forsk.

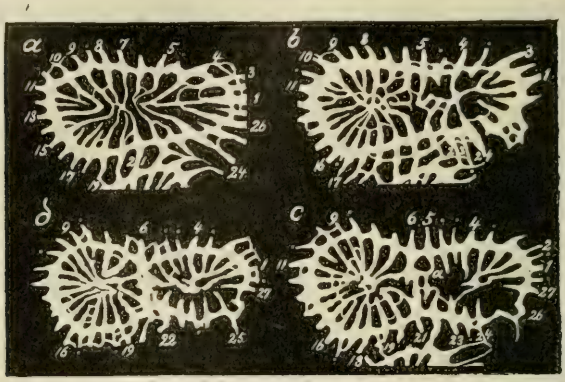
In einer früheren Mittheilung (Nr. 4) habe ich über die Knospung einer Favia berichtet und konstatirt, dass bei dieser Gattung Septalknospung, ähnlich wie sie von Stauria und anderen fossilen Formen bekannt ist, vorliegt. Wenn ich trotzdem von einer nahe verwandten Art eine, zu gleichem Resultat führende Untersuchung hier mittheile, so geschieht dies aus dem Grunde, weil diese wegen Deutlichkeit der Rippen eine klarere Einsicht in den Theilungsmodus gestattet, auch einige interessante Aufschlüsse über die Einschiebung und Anlage der Septen, sowie über die Bildung der Dissepimente gewährt.

Das vorliegende Stück, noch mit einigen Weichtheilen versehen, aber getrocknet, erhielt ich von Herrn Dr. B. Hofer in München, der es im Rothen Meer gesammelt hat. Es zeigte nach der Reinigung eine Anzahl von Polypen in verschiedenen Theilungsstadien, und habe ich davon mehrere durch Abschleifen auf die Entstehung der Knospen genauer untersucht. Von einer dieser Serien folgt nachstehend die Beschreibung der wichtigsten Schliffe und deren Abbildungen. Es wurden davon im Ganzen 32 Photographien gefertigt, die von der letzten (aboralen) an nach der Oberfläche hin nummerirt sind. Die ursprünglich vorhandenen Septen sind zur leichteren Bezeichnung mit Ziffern versehen, die eingeschobenen durch Punkte. Auf den Abbildungen sind nicht alle Ziffern einge-

tragen, weil dies der Deutlichkeit der Bilder Eintrag gethan haben würde, doch lässt sich für jedes Septum seine Zahl durch Abzählen von einem benachbarten bezeichneten bestimmen.

Schliff I Fig. *a*. Der Kelch ist schon so gestreckt, dass der Längsdurchmesser ungefähr das Doppelte des Querdurchmessers beträgt. Von den Septen sind 27 deutlich entwickelt (2 ist, wie sich bei genauerem Nachsehen zeigte, nach innen abgebrochen, war aber

Fig. 5.



Favia cavernosa Forskal. Schliff I, V, IX, X nach Photographien. Die Fortsetzungen der Rippen nach außen sind zum Theil abgebrochen, zum Theil absichtlich weggelassen, um eine bestimmte Größe der Bilder nicht zu überschreiten.

noch sehr klein). Zwischen 4 und 5 ist eine deutliche Rippe ohne Fortsetzung nach innen vorhanden, eben so zwischen 8 und 9, 10 und 11. In beiden letzten Fällen erkennt man deutlich nach innen von der Rippe eine Ausbuchtung der Mauer, von dem inneren Theil der Septen ist noch keine Andeutung vorhanden.

Schliff III. Septum 2 nach innen vorragend, zwischen 23 und 24 ein neues Septum als Rippe angelegt.

Schliff V Fig. *b*. Die Längsachse ist im Verhältnis zur Querachse noch mehr verlängert, die zwei Hälften lassen eigene Centren für die Septen erkennen. Die auf Schliff I als Rippen erschienenen Septen zwischen 3 und 4, 4 und 5, 8 und 9, 10 und 11 besitzen jetzt deutliche Fortsetzungen in den Binnenraum des Kelches, zwischen 16 und 17 eine neue Rippe angelegt.

Schliff VII. Neue Septen zwischen 4 und · (5).

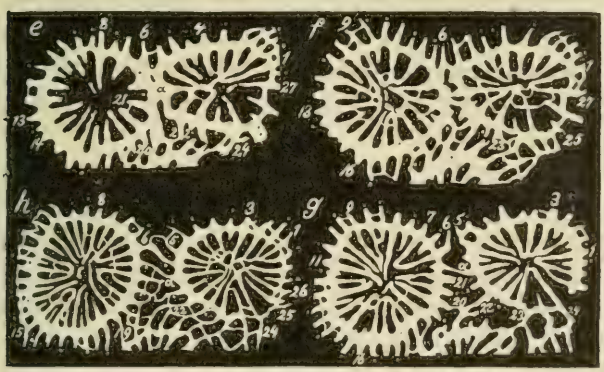
Schliff IX Fig. *c*. Von den eingeschobenen Septen sind die zwischen 3 und 4, 4 und ·, 8 und 9, 10 und 11, 23 und 24 gut

ausgebildet, das in den vorigen Schliffen schon sichtbare Septum zwischen 16 und 17 ist noch ohne Fortsetzung nach innen, zwischen 1 und 2, 18 und 19, 27 und 1 sind neue Septen als Rippen angelegt. — Durch Verschmelzung der Septen 6 und 21 (5 und 22 hatten sich schon auf Schliff 8 unvollkommen mit einander vereinigt, ähnlich wie es noch hier zu sehen) mit ihren centralen Enden sind die Kelchhöhlen von einander getrennt und beide Septen bilden jetzt einen Theil der Mauer. Die von dieser nach links ausgehenden Septen scheinen bei näherer Vergleichung als Fortsetzungen von 6 und 21 aufgefasst werden zu müssen, während das rechts gehende *a* wohl eine Neubildung darstellt.

Schliff X Fig. *d*. Die Theilung ist durch Verdickung der Scheidewand und Abrundung der Tochterkelche noch mehr ausgesprochen. Die Anzahl der Septen hat sich nicht verändert.

Schliff XI Fig. *e*. Die Scheidewand zwischen beiden Tochterkelchen beginnt sich in zwei Hälften zu spalten, so dass jeder der beiden eine vollständige Mauer besitzt. Neue Septen erscheinen zwischen 2 und 3, 7 und 8, 8 und · (9), 13 und 14, 20 und 21, 22 und 23, und zwar bis auf (20—21) alle nur costal. Außerdem ist in

Fig. 6.



Schliff XI = *e*, XII = *f*, XVI = *g*, XXI = *h* von dem gleichen Stück.

dem linken Kelch, den wir von nun an mit A_1 bezeichnen wollen, ein neues Septum, das als Rippe von *a* erscheint, aufgetreten, und in dem rechten Kelch A_2 zwei Septen zwischen 5 und *a* und *a* und 22, welche allerdings hier noch sehr wenig ausgebildet sind. — Es muss bemerkt werden, dass auf diesen und einigen folgenden Schliffen der

Raum zwischen Septum 24 und 27 wegen einer Störung, deren Ursache nicht genauer festgestellt werden konnte, unklar blieb.

Schliff XII Fig. *f*. Die beiden Tochterkelche hängen nur noch durch Rippen, die in einander übergehen, mit einander zusammen. Neue Septen sind zwischen 6 und 7, 14 und 15, 20 und 21 aufgetreten. Es besitzt jetzt der Kelch A_1 folgende Septen (die neu angelegten durch Punkte bezeichnet:

1 · 2 · 3 · 4 · · 5 · *a* · 22 · 23 · 24—25—26—27 · 1,

davon sind 11 alte, 12 neue,

der Kelch A_2

6 · 7 · 8 · · 9—10 · 11—12—13 · 14 · 15—16 · 17—18 · 19—20 · 21 *a* 6,

davon 16 alte, 11 neue.

Die Theilung ist also nicht ganz regelmäßig, denn der Kelch A_1 hat von dem Mutterpolypen fünf Septen weniger übernommen als der Kelch A_2.

Schliff XVI Fig. *g*. Die Abrundung der Kelche ist noch weiter fortgeschritten, auch haben sich diese mehr von einander entfernt. A_1 hat keine neue Septen bekommen, dagegen sind solche bei A_2 aufgetreten zwischen 9 und 10, 11 und 12, 15 und 16, 17 und 18, 19 und 20.

Schliff XXI Fig. *h*. Beide Kelche zeigen nur in dem kontinuirlichen Übergang mehrerer Rippen der einen in die der anderen noch Spuren der Theilung. Die Kopie ist aus Versehen etwas kleiner als die übrigen ausgefallen, was aber die Deutlichkeit nicht beeinträchtigt. Neue Septen sind bei A_1 eingeschoben zwischen 23 und 24, 26 und 27. Bei A_2 keine.

Schliff 29. Ähnlich dem vorigen, nur hat A_2 einen mehr elliptischen Querschnitt als vorher, während A_1 mehr kreisförmig geblieben ist. Die Septen gehen nicht mehr bis in die Mitte. Neu eingeschoben sind Septen bei A_1 zwischen 2 und 3, 4 und 5, 5 und *a*, *a* und 22, 23 und 24 ·, bei A_2 zwischen *a* und 6, 7 und 8, und zwar wie gewöhnlich erst als Rippen. Es stellt sich danach bei diesem letzten Schliff der Serie das Septenschema:

für A^1

1 · 2 · 3 · 4 · · · 5 · · · *a* · · 22 · 23 · · · 24 · 25 · 26 · 27 · 1,

für A_2

a · 6 · · 7 · · 8 · · 9 · 10 · 11 · 12—13 · 14 · 15 · 16 · 17 · 18 · 19 · 20 · 21—*a*

und es ergiebt sich als Zahl der Septen:

für den ungetheilten (allerdings schon zur Theilung sich vorbereitenden) Kelch 27,

für den neuen Kelch A_1 31, davon 11 alte und 20 neue,
- - - - A_2 35, - 16 - - 19 - .

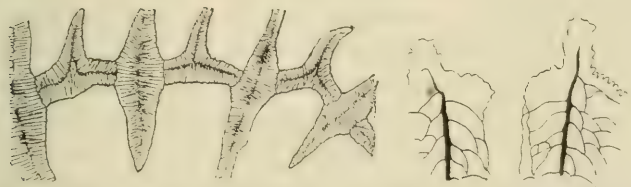
Es sind also während des Theilungsvorganges während eines Längenwachsthums von etwas mehr als 1 cm 39 neue Septen eingeschoben worden. —

Die übrigen untersuchten Serien gaben ähnliche Resultate, und es ergiebt sich beim genauen Auszählen:

Trotz der Abweichungen in der Gestalt des Umrisses erfolgt in allen Kelchen die Einschiebung eines neuen Septums in der Regel zwischen zwei benachbarten älteren, eine Beobachtung, die sich bei vielen einfachen und kolonialen Formen bestätigt (zu den auffallendsten unter den ersteren gehören manche sehr elliptische Formen von Balanophyllia und vor Allem die ganz platt gedrückten Arten von Flabellum) und dafür spricht, dass diese Regelmäßigkeit eine sehr alte, durch lange andauernde Vererbung befestigte Eigenthümlichkeit der Madreporen ist, nicht wie Ortmann will, eine Ausnahme, die in Folge einer zufälligen Regelmäßigkeit des Kelchquerschnittes sekundär auftritt. —

Eine weitere Thatsache von einigem Interesse ist das Auftreten der Septen zuerst als völlig außerhalb der Mauer stehende Rippen, die erst etwas weiter nach der Oberfläche hin auch in das Lumen des Kelches hereinwachsen. Es ist dies ein Vorkommen, das sich auch bei anderen Korallen wiederholt und sehr geeignet ist, meine Anschauung über den Bau der Gattung Madrepora

Fig. 7.



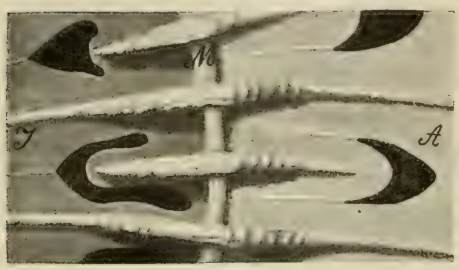
Theil eines Dünnschliffes, welcher die Anordnung der Primärstreifen und des Stereoplasma zeigt.

zu unterstützen. Ich halte diese nämlich für eine Form, die ursprünglich eine größere Zahl von Septen hatte, von denen jetzt mit Ausnahme von sechs oder gar nur zwei (bei den Seitenknospen) die in den Kelch hereinragenden Theile verloren gegangen und nur die peripherischen Theile (Rippen) erhalten geblieben sind[1].

[1] Ich verweise hier auf: G. v. Koch, Über das Verhältnis von Skelet und

Noch möchte ich bei dieser Gelegenheit darauf aufmerksam machen, dass häufig die jungen Septen sehr nahe bei einem älteren entspringen und sich erst später von diesem entfernen (vgl. Fig. 5 *d* 14, 6 *g* 19, wo allerdings die Sache wegen der Verkleinerung nicht so deutlich ist als auf dem Original). Auch das kommt bei anderen Korallen, z. B. einigen Balanophyllien, vor. —

Fig. 8.



Kleiner Theil der Oberfläche von Favia cavernosa, bei auffallendem Licht gezeichnet. *M* die Mauer, zu der senkrecht die Septen und ihre peripheren Fortsätze, die Rippen, stehen, *J* entothecale, *A* ectothecale Dissepimente.

Der Zusammenhang der Septen der einzelnen Polypen, resp. der Übergang der Rippen des einen Kelches in solche eines benachbarten, welche bei einer Ansicht des ganzen Skelettes so deutlich hervortritt, ist bei der abgebildeten Serie nicht gut in die Tiefe zu verfolgen, weil wegen der reichlichen Dissepimentbildung beim Einschmelzen der Lack nur unvollständig in die Höhlungen eindringt und daher beim Schleifen häufig Theile der Rippen ausbrechen. An einigen günstigen Stücken hat sich aber doch konstatiren lassen, dass trotz der großen Verschiebungen, welche in Folge des Wachsthums und der Theilung die Wände der Kelche gegen einander erfahren, die einmal bestehende Verbindung zweier Septen lange erhalten bleibt, was oft zu einer bedeutenden Ausdehnung und zu schlangenförmigen Krümmungen der Verbindungsstücke führt (vgl. Fig. 6 *h*). Erst dadurch, dass sich solche lang ausgedehnte Rippen mit benachbarten verbinden und später dann die ursprünglichen Verbindungsstrecken aufgegeben werden, wird ihrer Ausdehnung eine Grenze gesetzt und ganz neue Verbindungen hergestellt. Aus letzterem Grunde muss man sich wohl hüten, aus dem Übergang eines Septums resp. einer Rippe des einen Kelches in die eines anderen zu schließen, dass dieser Zusammenhang durch die ganze Höhe eines Stockes erhalten bleibe

Weichtheilen bei den Madreporen. Morph. Jahrbuch. Bd. XII. pag. 159; und: Ungeschlechtliche Vermehrung von Madrepora. Abhandlungen der naturhist. Gesellschaft in Nürnberg. 1893. — Fowler (Anatomy of the Madreporaria. II. Micr. Journal. Vol. XXVII n. s.) bestreitet die morphologische Gleichwerthigkeit resp. Zusammengehörigkeit von Septen und Rippen.

oder dass er der Ausdruck für einen früheren Zusammenhang der beiden Kelche sei.

Über die Bildung der Dissepimente, die außerhalb der Mauer immer ein höheres Niveau einnehmen als innerhalb (vgl. Fig. 8), giebt schon die Ansicht eines Stockes von der Oberfläche Auskunft. Man bemerkt nämlich beim Betrachten mittels der Lupe an vielen Stellen sowohl innerhalb als außerhalb der Mauer in den jüngsten, ohne Beschädigung der Koralle allein sichtbaren Dissepimenten, Lücken, aus deren Form hervorgeht, dass sie nicht etwa durch nachträgliche Zerstörungen, wie sie ja bei Korallen nicht selten vorkommen, entstanden sind, sondern ihr Vorhandensein einer Unterbrechung des Wachsthums der Dissepimente verdanken. Man kann vielfach erkennen, dass ihre Kontouren fast genau parallel den Septen resp. den Rippen verlaufen, und dass von den Stellen aus, wo sie spitz endigen, auf dem Dissepiment in der Regel eine nahtähnliche Verdickung beginnt, die sich oft ziemlich weit erstreckt und die wohl nur durch Verschmelzung zweier freier Kanten entstanden sein kann (vgl. Fig. 8). Aus diesem Befund lässt sich schließen, dass die Dissepimente als vorspringende Leisten auf den Septen- und Rippenflächen angelegt werden, die durch weitere Ablagerung von Kalk sich immer mehr erhöhen, einander entgegenwachsen und schließlich in der Mitte der Interseptalräume mit ihren freien Kanten auf einander treffen und verschmelzen. An den Verschmelzungslinien erscheinen dann die erwähnten nahtähnlichen Verdickungen, welche sich auch auf Längsbrüchen von Kelchen, welche die Dissepimente im Querschnitt zeigen, öfter nachweisen lassen. — Die Bildung der an meinem Exemplar, wie oben gesagt, ziemlich häufig und in gleichmäßiger Weise auftretenden Lücken macht es wahrscheinlich, dass solche an den meisten Exemplaren ganz fehlen und daher eine direkte Prüfung meiner Angaben nicht jedem Forscher möglich sein wird, dagegen ist zu erwarten, dass auch solche Stücke gefunden werden, an denen die jüngsten Dissepimente noch nicht so weit entwickelt und als Leisten auf den Septen erkennbar sind. Natürlich wäre auch eine genaue Kenntnis über das Verhalten der Weichtheile während des ganzen Vorganges von Interesse.

Darmstadt, den 1. November 1895.

Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten.

Von

Dr. Richard Heymons.

(Aus dem Zoologischen Institut in Berlin.)

Mit Tafel I.

Wenngleich die Abdominalsegmente der Insekten, verglichen mit den Kopf- und Brustsegmenten, im Allgemeinen ziemlich einförmig und gleichmäßig gestaltet sind, so trifft dies doch für den hintersten Abdominalabschnitt in der Regel nicht mehr zu. Hier weisen die Segmente meist einen abweichenden Bau auf und sind nicht selten Träger der verschiedenartigsten Anhänge, die man in entomologischen Abhandlungen als Raife, Griffel, als Geschlechtsanhänge etc. beschrieben findet.

Die morphologische Deutung aller dieser Fortsätze ist durchaus keine leichte. Man ist gegenwärtig noch im Zweifel, ob die am Insektenabdomen auftretenden Anhänge Homologa von Gliedmaßenpaaren der Kopf- und Thoraxsegmente sind, oder ob man sie als selbständige, speciell dem Hinterleibe eigenthümliche Fortsätze zu betrachten hat. Gegen die erstere Annahme spricht besonders die Thatsache, dass die Abdominalanhänge in den meisten Fällen durchaus nicht den Eindruck typischer Extremitäten machen, sondern im Gegentheil recht abweichend von diesen gebaut sind. Dies scheint also weit eher die Vermuthung nahe zu legen, dass die betreffenden Gebilde lediglich Neubildungen sind, die durch Anpassung an eine bestimmte Lebensweise des Thieres hervorgerufen wurden.

Die hier angedeuteten Fragen drängen sich jedenfalls dem Beobachter wohl unwillkürlich auf, ihre Beantwortung ist keine leichte und demgemäß im Laufe der Zeit bereits in der verschiedenartigsten Weise ausgefallen.

Es ist in diesem Aufsatze nicht möglich, die ganze Fülle der mannigfaltigen Hypothesen über Abdominalanhänge der Insekten vorzuführen, sondern es kann hier nur auf einige der wichtigsten eingegangen werden. An der Hand erweiterter eigener Beobachtungen sollen letztere sodann geprüft und beurtheilt werden.

1) Die Cerci.

Allbekannt sind die am Hinterleibsende unserer Locustiden, Grylliden, Blattiden etc. befindlichen Raife oder Cerci. Dieselben kommen nicht allein den Orthopteren zu, sondern gleichwerthige Bildungen treten uns bei den Thysanuren und in den »Zangen« bei den Dermapteren entgegen, und endlich finden sich den Cerci entsprechende Bildungen auch noch bei Ephemeriden, Perliden etc. in den sogenannten Schwanzborsten vor.

Im äußersten Habitus ist in vielen Fällen eine gewisse Ähnlichkeit zwischen den Antennen und den Cerci nicht zu verkennen. Aus diesem Grunde hat man daher auch die letzteren oft geradezu als »Afterfühler« bezeichnet. Die Antennen werden in neuerer Zeit allgemein als typische Gliedmaßen eines bestimmten Kopfsegmentes (des Antennensegmentes) aufgefasst. Es fragt sich, ob eine ähnliche Deutung auch bei den Cerci möglich ist, ob wir sie somit ebenfalls als echte Extremitäten betrachten dürfen. Wenn dies der Fall ist, so fragt es sich ferner, welchem Körpersegmente die Antennen angehören.

Da vergleichend-morphologische Studien zu recht verschiedenartigen Resultaten hinsichtlich der Bedeutung der Cerci geführt haben, so hat man bereits seit längerer Zeit über den Ursprung der Raife entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen angestellt, durch welche im Allgemeinen auch übereinstimmende Ergebnisse erzielt wurden. Embryologische Forschungen von Ayers (84), Cholodkowsky (91), Wheeler (93) u. A. haben gezeigt, dass die Cerci als Anhänge eines elften Abdominalsegmentes entstehen. Meines Wissens war es dann zuerst Cholodkowsky (91), der dafür eintrat, dass man bei Phyllodromia die Cerci in Folge ihrer Entwicklung als die zu dem genannten Segmente gehörigen Gliedmaßen aufzufassen habe.

Für die letztere Auffassung konnte ich selbst weitere Belege liefern. Ich habe (95 a) nachgewiesen, dass das elfte Abdominalsegment bei den Orthopteren ursprünglich noch in gleicher Weise angelegt wird wie die übrigen Körpersegmente. Gerade wie diese (ausgenommen das Oral- und Analsegment) besitzt das in Rede stehende Abdominalsegment ein Paar von seitlichen Fortsätzen, welche vollständig den Extremitätenanlagen der Thoraxsegmente entsprechen. Da sich nun im elften Abdominalsegment die seitlichen Fortsätze zu den Cerci umgestalten, so stand somit nichts mehr im Wege, die letzteren als modificirte Gliedmaßen anzusehen. Auf Grund meiner Untersuchungen schloss ich folgendermaßen: Das elfte Abdominalsegment der Orthopteren ist ein echtes Körpersegment, die ihm zugehörigen Extremitäten sind die Cerci.

Zur Erläuterung dieser Darlegungen mag Fig. 4 dienen. Sie stellt das Abdomen eines Embryo von Periplaneta in seitlicher Ansicht dar. Der Hinterleib ist schwach gekrümmt, die letzten Segmente desselben umgebogen (Caudalkrümmung). Die Abdominalsegmente sind mit Extremitätenhöckern versehen, von denen die des elften Segmentes, die späteren Cerci, die übrigen an Größe bereits überflügelt haben. Das kleine Analsegment wird durch die Laminae anales repräsentirt. Wenn die Cerci im vorliegenden Falle im Gegensatz zu den übrigen Extremitätenanlagen nach hinten gewendet sind, so findet dies darin eine Begründung, dass sie schon frühzeitig eine charakteristische Drehung nach der Dorsalseite unternehmen.

Ich habe es für nöthig gehalten, auf diese Verhältnisse noch einmal zurückzukommen, einerseits zum besseren Verständnis der folgenden Erörterungen und dann, weil gerade in neuester Zeit wieder mehrere irrthümliche Anschauungen über die Cerci Platz gegriffen haben.

So sagt Verhoeff (95), dass die Cerci der Insekten immer nur am zehnten Abdominalsegment (oder dem Analsegment) vorkommen, dem sie unabänderlich zugehören und welches sie charakterisiren wie die Vorderbeine das Prothorakalsegment.

Diese Äußerungen sind in so fern nicht zutreffend, als die Cerci eben nicht am zehnten Abdominalsegment entspringen, während am Prothorakalsegment dies bekanntlich Seitens der Vorderbeine der Fall ist. Verhoeff ist zu seiner Annahme wohl hauptsächlich durch die irrthümliche Voraussetzung geleitet worden, dass das Insektenabdomen sich lediglich aus zehn Segmenten zusammensetze. Diese früher allgemein gehegte Meinung ist indessen, wie wir gesehen,

durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen schon seit längerer Zeit als unhaltbar gekennzeichnet worden.

Die beim Embryo noch deutlich vorhandenen Segmente bleiben natürlich im weiteren Entwicklungsverlaufe nicht sämmtlich vollkommen erhalten. Zunächst geht, wie ich früher beschrieb (95), das elfte Abdominalsegment zu Grunde. Von ihm bleiben nur die Cerci übrig, welche sodann ihre definitive dorsale Lage oder wenigstens eine entsprechende nach hinten gewendete Stellung einnehmen.

Dauernd selbst bei den Imagines sind in der Regel die Cerci von den Bestandtheilen des Analsegmentes getrennt, welche durch die Laminae anales dargestellt werden. Letztere stehen beispielsweise bei erwachsenen Grylliden, Blattiden etc. nur durch eine zarte, äußerst schwach chitinisirte Verbindungshaut mit den Cerci in Zusammenhang.

Vom zehnten Abdominalsegment pflegen die Cerci noch fast während der ganzen Embryonalzeit deutlich geschieden zu sein. Aber selbst noch bei vielen Larven treffen wir zehn selbständige Abdominalsegmente an, hinter denen erst die Cerci folgen. Ein solches Verhalten tritt uns beispielsweise bei jugendlichen Individuen von Gryllus vor Augen (vgl. Figg. 7 und 8). In der Regel findet jedoch späterhin eine Verwachsung zwischen den Cerci und dem zehnten Abdominalsegment statt, so dass erstere dann scheinbar die zu diesem Segmente gehörenden Anhänge darstellen.

Es ist neuerdings die Frage aufgeworfen und lebhaft diskutirt worden, ob man im Falle einer derartigen Verwachsung die Cerci nun auch bei den Imagines dem zehnten Abdominalsegmente »zuzurechnen« habe[1]. Eine solche Auffassung ist, wenn man die Zusammensetzung des Insektenkörpers vom vergleichenden Standpunkte betrachtet, jedenfalls nicht gerechtfertigt. Man wird sich vielmehr vor Augen halten müssen, dass die Cerci eben keineswegs die dem

[1] Von Verhoeff ist diese Frage sehr entschieden bejaht worden, er erklärt sogar (Zoolog. Centralblatt. Jahrg. 2. Nr. 19), ich hätte seiner Zeit (95) ganz mit Unrecht den Vorwurf erhoben, dass Peytoureau die Cerci der Orthopteren dem zehnten Abdominalsegment zurechnet, denn für die Imagines wäre dies durchaus richtig. Verhoeff übersieht hierbei, dass Peytoureau (95) auch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen angestellt hat, die doch eigentlich zu einem anderen Ergebnis hätten führen, jedenfalls ihn aber vor einer irrthümlichen Schlussfolgerung hätten bewahren sollen.

Einem aufmerksamen Leser wird es ferner nicht entgehen, dass es mir an der betreffenden Stelle meiner Abhandlung (pag. 10) vor Allem darauf ankam, mich gegen diese Folgerung (Vergleich der Cerci mit Tracheenkiemen) zu wenden.

zehnten Abdominalsegmente angehörenden und ihm zukommenden Segmentanhänge sind.

Gerade wie auf anderen Gebieten, so werden in der Entomologie neben der vergleichenden Anatomie auch die entwicklungsgeschichtlichen Resultate unbedingt mit in Betracht gezogen werden müssen. Auf diese letzteren fußend, ist gegenwärtig von den Cerci Folgendes auszusagen:

Die Cerci (Zangen oder Raife) sind aus Extremitäten hervorgegangen. Sie entstehen am elften (embryonalen) Abdominalsegmente. Geht dieses letztere zu Grunde, so gelangen sie meistens in das Bereich des zehnten Abdominalsegmentes, dem sie genetisch eben so wenig wie dem Analsegmente angehören.

Die bereits angedeutete Frage nach der morphologischen Bedeutung der Cerci soll weiter unten in Zusammenhang mit anderen Punkten erörtert werden.

2) Die Styli.

Die Styli oder Griffel sind kleine zapfenförmige Anhänge, die ventralwärts am neunten Abdominalsegmente mancher Orthopteren (Blattiden, Mantiden, Locustiden), oft nur bei einem der beiden Geschlechter, sich vorfinden. Sie kommen ferner bei Thysanuren vor, treten dort aber meistens in größerer Zahl an verschiedenen Abdominalsegmenten auf. Endlich sind noch bei einigen anderen Insektengruppen (Coleopteren) Griffel oder wenigstens griffelartige Bildungen aufgefunden worden.

Um die morphologische Bedeutung der Styli festzustellen, schien es mir von Wichtigkeit, ebenfalls entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen in weiterem Maßstabe zur Prüfung heranzuziehen.

Die Gleichwerthigkeit der Cerci mit Extremitäten wurde, wie wir sahen, aus dem Umstande erschlossen, dass die Cerci zur Embryonalzeit aus bestimmten Gliedmaßenhöckern eines Abdominalsegmentes hervorgehen. Die Homologie der abdominalen Extremitätenhöcker mit den thorakalen Beinanlagen wird neuerdings (Graber, Cholodkowsky 91) allgemein anerkannt, auch nach meinen eigenen Erfahrungen kann ein Zweifel nicht obwalten, dass wir es bei den betreffenden abdominalen Höckern der Insektenembryonen in der That mit rudimentären Anlagen von Extremitäten zu thun haben, die man immerhin kurz als »Abdominalextremitäten« bezeichnen mag.

Sofern man die fragliche Gliedmaßennatur der Styli feststellen will, so wird es sich somit in erster Linie darum handeln, die Beziehung der letzteren zu den abdominalen Extremitätenanlagen zu prüfen.

Untersuchungen in dieser Richtung sind bereits von zwei Forschern, von Cholodkowsky (91) an Phyllodromia germanica und von Wheeler (93) an Xiphidium ensiferum angestellt worden. Sie kamen zu dem Ergebnis, dass bei den genannten Insekten die Abdominalextremitäten des neunten Segmentes persistiren und zu den Styli werden sollen. Dies würde anscheinend also unbedingt für die Extremitätennatur der Griffel sprechen. Gegen die letztere hat sich aber besonders Haase (89) auf Grund vergleichend morphologischer Studien nachdrücklich ausgesprochen. Der genannte Forscher wollte die Bauchgriffel lediglich als Integumentanhänge betrachtet wissen.

Um in dieser Hinsicht selbst Gewissheit zu erlangen, habe ich ziemlich ausgedehnte Untersuchungen über die Herkunft der Styli bei den Orthopteren angestellt. Meine Beobachtungen erstrecken sich in erster Linie auf Periplaneta orientalis L., Ectobia livida Fab. und Mantis religiosa L.

Bei den Embryonen dieser Insekten treten in den Seitentheilen des neunten Abdominalsegmentes Extremitätenhöcker auf, die sich zunächst in keiner Weise von denjenigen der vorhergehenden oder des nachfolgenden Segmentes unterscheiden. Während die Extremitätenanlagen dieser Segmente sich aber später abflachen und schließlich in die abdominalen Sternite einschmelzen, so werden umgekehrt die Gliedmaßenhöcker des neunten Segmentes immer schmaler und höher (Fig. 5), es tritt an ihnen eine schwach ausgeprägte ringförmige Einschnürung auf, durch welche deutlich ein breiter proximaler (Abx_9) von einem schmalen distalen Theil (*styl*) getrennt wird.

Der proximale Basaltheil verflacht sich und geht schließlich in die Bildung des neunten abdominalen Sternites über, der distale Theil wird im weiteren Entwicklungsverlauf immer länger und desshalb scheinbar dünner. Er gewinnt damit die charakteristische griffelförmige Gestalt und bedeckt sich zum Schluss noch mit einer Cuticula, auf welcher einige starke Chitinborsten sich erheben: der Stylus ist hiermit im Wesentlichen fertiggestellt.

Bei Decticus verrucivorus L. sind meine Untersuchungen leider nicht ganz vollständig, weil mir einige Embryonalstadien fehlen.

Nach dem mir vorliegenden Material zu urtheilen, dürfte indessen auch hier an der gleichen Bildungsweise der Styli kein Zweifel herrschen.

Die Extremitätenhöcker treten am Abdomen der besprochenen Insekten bereits zu einer Zeit auf, in welcher eine geschlechtliche Differenzirung noch nicht Platz gegriffen hat. Erfolgt diese später, so sind natürlich sowohl ♂ wie ♀ mit den betreffenden Anhängen versehen. Demgemäß beobachtet man, dass selbst bei den jungen Larven noch beide Geschlechter im Besitze von Styli sind. Bei den weiblichen Thieren pflegen dieselben dann in der Regel später bei einer Häutung abgeworfen zu werden.

Nicht alle Orthopteren tragen aber bekanntlich am Hinterleibe Styli. Es schien mir interessant, auch solche Thiere in Bezug auf die Entwicklung ähnlicher Bildungen zu untersuchen. Das Verhalten, welches ich hier konstatiren konnte, ist kein ganz gleichartiges gewesen.

Bisweilen (Gryllus und auch Forficula) werden die abdominalen Extremitätenhöcker des neunten Abdominalsegmentes in genau der gleichen Weise wie bei den oben genannten Insekten angelegt.

Die betreffenden Höcker vergrößern sich aber nicht, sondern werden vielmehr flacher und nehmen wie in den übrigen Abdominalsegmenten an der Bildung der Sternite Antheil. Bei älteren Embryonen ist sodann am neunten Abdominalsegment eben so wenig wie an den vorhergehenden irgend ein Fortsatz oder Extremitätenhöcker vorhanden.

In anderen Fällen dagegen (Gryllotalpa), wo gleichfalls bei den Larven wie beim ausgebildeten Thier die Styli fehlen, treten am fraglichen Abdominalsegment überhaupt gar keine Extremitätenhöcker mehr auf. Die Bauchplatten werden schon beim Keimstreifen in ihrer definitiven Form angelegt.

3) Die morphologische Bedeutung der Styli.

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen lehren, dass in denjenigen Fällen, in welchen überhaupt Styli erhalten bleiben, diese letzteren aus den abdominalen Extremitätenanlagen des neunten Segmentes hervorgehen.

In dieser Hinsicht ist somit eine Bestätigung der von Cholodkowsky (91) und Wheeler (93) gemachten Angaben erzielt, denen ich bereits früher beigepflichtet hatte.

Allein es hat sich gezeigt, dass die Angaben der genannten Autoren einer gewissen Einschränkung und theilweisen Berichtigung bedürfen. Nicht die gesammte Extremitätenanlage erhält sich als Stylus, sondern es persistirt nur der distale Endabschnitt der letzteren, welcher freilich einen ziemlich bedeutenden Antheil der ursprünglichen Extremitätenanlage repräsentirt.

Vergleichen wir die Entwicklungsweise der Styli mit derjenigen anderer unzweifelhafter Extremitäten, z. B. der Thoraxbeine, so ergiebt sich also streng genommen eine gewisse Differenz. Im letzteren Falle gestaltet sich die ganze Beinanlage zur Extremität um, bei den Styli dagegen nur ein Theil der ursprünglichen Anlage.

Der Stylus kann daher nicht einer Extremität in toto entsprechen, sondern nur einem Abschnitt einer solchen, und es wird sich nur darum handeln, den morphologischen Werth dieses Abschnittes genauer zu definiren.

Vergleichend-anatomische Studien, die wir E. Haase (89) zu verdanken haben, gestatten wenigstens eine gewisse Erklärung. Durch diese Untersuchungen wurde es klar dargelegt, dass bei manchen Insekten, z. B. Machilis, die Styli nicht nur am Abdomen vorkommen, sondern auch im Thorax vorhanden sind, wo sie den Coxae oder Hüftstücken der Beine angeheftet sind. Die Struktur der Hüftgriffel und der Abdominalstyli ist bei Machilis die gleiche, sie werden von Haase homologisirt und als einfache Integumentwucherungen aufgefasst, eine Ansicht, die bis auf den heutigen Tag viele Vertreter gefunden.

Von anderer Seite hat man wiederum auf die weitgehende Differenzirung der Styli und auf den hohen Grad von Selbständigkeit, den sie erlangen, hingewiesen. Man hat gesagt, dass derartige Gebilde unmöglich einfache Integumenterhebungen sein können, sondern dass man sie als rudimentäre Gliedmaßen aufzufassen habe.

Auch den Coxalgriffeln von Machilis hat man schon einen höheren morphologischen Werth beilegen wollen und sie als selbständige Seitenäste der Extremität (Exopoditen) gedeutet. Die Unsicherheit in dieser Hinsicht tritt recht drastisch in den neuesten Publikationen über den uns interessirenden Gegenstand zu Tage.

Verhoeff (95) setzt voraus, dass die Styli von Scolopendrella einfache Hautfortsätze seien und zieht darauf hin dann mit Bestimmtheit den Schluss, dass auch die Styli der Insekten keine Gliedmaßen, sondern lediglich Integumentanhänge sind.

Schmidt (95) beschäftigt sich eingehend ebenfalls mit der Anatomie von Scolopendrella und macht eine ganze Reihe von Beweisgründen geltend, dass die Styli dieser Form gerade wie die der Insekten nicht »als Haargebilde, sondern als echte Rudimentärbeine aufgefasst werden müssen«.

Bei Beurtheilung dieser Streitfrage wird man sich vor Augen halten müssen, dass der Begriff »Extremität« bei den Arthropoden nicht immer in genau übereinstimmender Weise gebraucht worden ist und vielleicht gebraucht werden kann. Als Extremitäten pflegt man im Allgemeinen bestimmte Anhänge zu bezeichnen, die sich in regelmäßiger Weise Segment für Segment paarweise wiederholen und die in der Regel gegliedert sind.

Wie ursprünglich die Extremitäten der Vorfahren unserer jetzt lebenden Tracheaten ausgesehen haben, wissen wir nicht. Sicher ist jedenfalls, dass die heutigen Tracheatenextremitäten alle mehr oder minder stark modificirt sind.

Man hat aber hierauf im einzelnen Falle keineswegs immer Rücksicht genommen. Man pflegt einen Segmentanhang als Extremität zu bezeichnen, ohne zu erörtern, ob er einer primitiven Extremität in toto, oder ob er nur einem Theil einer solchen entspricht.

Die Gliedmaßennatur der Insektenmundtheile wird ohne Zaudern anerkannt, es ist aber mehr als fraglich, ob die so mannigfach gestalteten Mundwerkzeuge beispielsweise stets einer vollständigen Thoraxextremität entsprechen, oder ob sie nicht in vielen Fällen nur aus bestimmten Stücken resp. Anhängen von Gliedmaßen hervorgegangen sind. Ich werde demnächst an anderer Stelle zeigen, dass als Maxillen bisweilen Gebilde bezeichnet worden sind, welche ausschließlich einem Theil anderer Insektenmaxillen entsprechen, während der Hauptabschnitt der letzteren zu Grunde gegangen ist.

In allen derartigen Fällen hat man nun die betreffenden Bildungen kurzweg als »Extremitäten« aufgefasst. Man hat dies meiner Ansicht nach auch in so fern mit Recht gethan, als die hier in Rede stehenden Fortsätze sich sämmtlich auf ganz bestimmte, segmental wiederkehrende Gliedmaßenknospen beim Embryo zurückführen lassen.

Nun, diese letztere Bedingung ist für die Styli, wie ich vorhin gezeigt habe, ebenfalls erfüllt, und es fragt sich daher, ob man berechtigt ist, bei den Styli einen strengeren Maßstab anzulegen als beispielsweise bei den Mundwerkzeugen.

Wenn Bedenken speciell gegen die Gliedmaßennatur der Styli laut wurden, so geschah dies eben im Hinblick auf die Homologie

derselben mit den Coxalgriffeln von Machilis. Die an den Hüften der Thoraxbeine dieses Insektes befindlichen Griffel sind vielfach als Hypodermisfortsätze aufgefasst worden. In Folge dessen glaubte man natürlich auch den abdominalen Styli den gleichen morphologischen Werth zuschreiben zu sollen und hat sie ebenfalls lediglich als Hautgebilde betrachtet.

Einer konsequenten Durchführung dieser Ansicht stellen sich indessen bedeutende Schwierigkeiten in den Weg. Die Styli sind, wie unten noch zu zeigen ist, homolog mit den Cerci und diese letzteren weisen wiederum in ihrer ganzen Entwicklung und in ihrer definitiven Gestaltung unverkennbare Übereinstimmungen mit den Antennen auf. Die Antennen werden nun wohl allgemein und mit Recht als Gliedmaßen gedeutet, und zwar gilt dies bekanntlich nicht nur für die Insekten, sondern auch für andere Arthropoden.

Es würde sicherlich zu weit führen, wenn man die genannten Anhänge jetzt einfach sämmtlich von der Liste der Extremitäten streichen wollte, man wird sie eher als Theile von Gliedmaßen, oder als modificirte Extremitäten selbst anzusehen haben. Unbedingt weist hierauf schon ihre ganze Bildungsweise hin, indem sie stets aus den gleichen Anlagen hervorgehen, aus denen sich im Thorax die Beine entwickeln.

Es ist zu berücksichtigen, dass die Extremitäten der Insekten sich zwar zweifellos in letzter Instanz alle auf die gleiche Grundform zurückführen lassen, dass sie gleichwohl aber unter einander bei den ausgebildeten Thieren nicht mehr vollkommen gleichwerthig zu sein brauchen. Bei einigen Extremitäten werden eben Theile fehlen, die bei anderen entwickelt sind und die bei noch anderen nur allein noch erhalten blieben.

Von diesem Gesichtspunkt ausgehend, kann man immerhin, wie dies Schmidt gethan, die Styli als rudimentäre Gliedmaßen auffassen. Zu weit dürfte aber die extreme, neuerdings von Verhoeff vorgetragene Ansicht gehen, dass »die Styli mit Extremitäten nichts zu schaffen haben«.

Abgesehen von den bereits besprochenen Verhältnissen bei Machilis und Scolopendrella wird von Verhoeff (95) als ein Beweis für die Richtigkeit seiner Anschauung angeführt, dass am Genital- und Prägenitalsegment von Machilis außer den Styli auch noch Genitalanhänge vorkommen.

Da nun Verhoeff der Ansicht ist, dass die Genitalanhänge

Extremitäten entsprechen, so folgert er daraus, dass die letzteren nicht durch die Styli repräsentirt sein können.

Diese Schlussfolgerung ist logisch richtig, wegen der irrthümlichen Prämisse aber gleichwohl nicht zutreffend, wie aus dem letzten Abschnitte der vorliegenden Arbeit hervorgehen wird.

Unmöglich wird darauf hin die von VERHOEFF vertretene Ansicht Beweiskraft gewinnen, dass die Styli mit Extremitäten nichts zu thun haben.

Ob die Coxalgriffel von Machilis, denen die Styli der Orthopteren und Thysanuren anscheinend homolog sind, in der That nur einfache Hypodermisfortsätze darstellen, oder ob sie nicht doch einen etwas höheren morphologischen Werth als solche besitzen, mag dahingestellt bleiben und lässt sich bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse wohl noch gar nicht sicher entscheiden.

Man wird voraussichtlich aber annehmen dürfen, dass im Abdomen seiner Zeit die Extremitäten zu Grunde gingen, dass von ihnen jedoch noch bestimmte Theile, nämlich die Griffeltheile, erhalten geblieben sind. Eine ursprüngliche Beziehung zwischen Stylus und Extremität erscheint damit schon ohne Weiteres gegeben.

So weit es möglich ist, aus den zur Zeit vorhandenen Beobachtungen ein Urtheil zu gewinnen, so lässt sich dieses etwa folgendermaßen präcisiren:

Die Styli der Insekten sind als Überreste oder Rudimente ehemals im Abdomen vorhanden gewesener Extremitäten zu deuten.

Der Umstand, dass die Styli gerade bei niederen Insektengruppen (Thysanuren, Orthopteren) vorkommen, den höheren dagegen fehlen, lässt es vermuthlich gerechtfertigt erscheinen, die Griffel als Erbstücke polypoder Insektenvorfahren anzusehen. Die allmähliche Reduktion der Styli bei den jetzigen Insekten dürfte dann wohl mit der Ausbildung geeigneterer Lokomotionsanhänge (Thoraxbeine, Flügel) Hand in Hand gegangen sein.

4) Die Homologie zwischen Cerci und Styli.

Ich kehre jetzt zu den Cerci zurück. Wenn wir uns über die morphologische Bedeutung der letzteren ein Urtheil bilden wollen, so wird es sich in erster Linie darum handeln, festzustellen, ob die Cerci mit den Styli homolog sind.

Eine solche Homologie ist von manchen Forschern angenommen, von anderen dagegen wieder in Abrede gestellt worden.

Nach meinen Untersuchungen ist irgend ein durchgreifender Unterschied zwischen Cerci und Styli nicht zu ziehen. Beide gehen aus abdominalen Extremitätenanlagen hervor, die einen aus dem des elften, die anderen aus denen des neunten Segmentes. Sie unterscheiden sich Anfangs kaum, wenn wir von der etwas bedeutenderen Größe der Cercianlagen absehen wollen.

Erst später tritt in so fern ein etwas abweichendes Verhalten zu Tage, als die basalen (proximalen) Theile der Styli in die Bauchplatte des neunten Segmentes einschmelzen, zu deren Lateralfeldern sie werden. Dieser Vorgang wird bei den Cerci vermisst, augenscheinlich aber nur desswegen, weil die Bauchplatte des elften Abdominalsegmentes lediglich noch in rudimentärer Form angelegt wird. Das elfte Sternit entspricht im Wesentlichen eben nur der durch die Ganglienanlage ausgefüllten und von mir früher als Mittelplatte bezeichneten Partie anderer Segmente.

Während im neunten Abdominalsegment sich ein deutliches Sternit ausbildet, dem die Styli späterhin angeheftet sind, so geht beim weiteren Entwicklungsverlaufe im elften Segment das Sternit zu Grunde und die Cerci bleiben selbständig. Ihre basalen Partien bleiben daher mit dem distalen Endtheil dauernd in Zusammenhang. Mit letzterem sind sie bisweilen bis zur Unkenntlichkeit verschmolzen, in anderen Fällen dagegen sind sie deutlich als Basaltheile von dem eigentlichen Cercus unterschieden.

Betrachtet man beispielsweise die Cerci junger Larven von Orthopteren (z. B. Gryllus, Decticus), so wird man bemerken, dass die hinter dem zehnten Abdominalsegmente folgenden Cerci auf kleinen basalen Trägern sich erheben (Fig. 8 *bas.cerc*). Diese letzteren sind homolog den Seitenplatten (Lateralfeldern) des neunten Sternites. Gerade wie diesen die Styli angeheftet sind, so erheben sich auf den basalen Trägern die Cerci.

Die einzige Differenz in der Entwicklung zwischen Cerci und Styli besteht also darin, dass bei den letztgenannten Anhängen der basale Theil des ursprünglichen Extremitätenhöckers sich mit einer Bauchplatte des Rumpfes vereinigt, was bei den Cerci, wenigstens Anfangs, nicht der Fall ist. Dieser Unterschied ist offenbar nicht als ein fundamentaler anzusehen, jedenfalls genügt er nicht, um darauf hin irgend eine morphologische Verschiedenheit zwischen Cerci und Styli zu begründen.

Äußerlich betrachtet ist allerdings der Gegensatz zwischen Cerci und Styli in vielen Fällen ein recht augenfälliger. Die Cerci sind lange, häufig gegliederte und mit Borsten, Haaren etc. besetzte Fortsätze, während die Styli oft nur kleine, unscheinbare Zapfen darstellen. Dies verkenne ich nicht, vermag darin jedoch nicht einen principiellen, sondern nur einen graduellen Unterschied zu erblicken. Die Cerci sind, wenn ich so sagen darf, weiter nichts als enorm vergrößerte Styli.

Die Unterschiede zwischen Cerci und Styli sind gelegentlich übrigens auch nur äußerst minimale. Es liegen mir Embryonen von Mantis religiosa vor, bei denen die Styli von den Cerci sich kaum unterscheiden (Fig. 6). Ihre Größe ist annähernd dieselbe, ja die Styli übertreffen in diesem Falle sogar die Cerci noch etwas an Länge. Wenn man die beiden Gebilde isolirt und aus ihrer natürlichen Lage befreit, so bedarf es in der That bereits bei Mantis, besonders bei jüngeren Stadien, einer genaueren Untersuchung, um Cerci und Styli aus einander zu halten.

Auf Grund ihres übereinstimmenden anatomischen Baues (beide enthalten im Inneren keine Muskeln, sondern nur Bindegewebe, Nerven etc.), auf Grund ihrer gleichen Herkunft und Entwicklung werden wir daher schwerlich der neuerdings aufgestellten Behauptung beipflichten können, dass die Styli und Cerci »weder morphologisch noch vergleichend-morphologisch« mit einander in Parallele gestellt bezw. »verwechselt« werden könnten.

Verhoeff (95) glaubt ein wesentliches Kriterium zwischen Styli und Cerci darin gefunden zu haben, dass die Cerci der Insekten »primär gegliedert« seien und nur sekundär wieder ungegliedert werden könnten, während die Styli »immer ungegliedert« bleiben.

In Bezug auf die letztere Voraussetzung scheinen mir einige meiner Beobachtungen an Mantis religiosa nicht ohne Interesse zu sein.

Bei reifen Embryonen dieses Insektes (die jungen Larven haben mir leider nicht zur Verfügung gestanden) bestehen die dem Sternit angehefteten Styli deutlich aus zwei Theilen, aus einem breiteren basalen und aus einem schmalen distalen Glied, die scharf von einander getrennt sind.

Spuren einer Gliederung der Styli scheinen selbst bei jungen Larven von Decticus verrucivorus angedeutet zu sein, in so fern wenigstens, als sich bei diesen Thieren eine kleine distale Kuppe durch eine ringförmige Einschnürung von dem breiten Grundtheil des Stylus absetzt.

Die Ansicht, dass die Cerci primär gegliedert seien, findet durch die Entwicklungsgeschichte keine Bestätigung. Embryonen von Forficula lassen in keinem Stadium eine Gliederung ihrer dauernd einfach bleibenden Zangen erkennen.

Für die Beurtheilung der Extremitätennatur eines Anhangs scheint mir aber dessen Gliederung oder Nichtgliederung überhaupt irrelevant zu sein. Sehen wir doch auch, dass unzweifelhafte Extremitäten, z. B. die Mandibeln, einfach und ungegliedert bleiben.

So weit die Cerci und Styli in Frage kommen, dürfte das Fehlen einer Gliederung das primäre Verhalten sein (Japyx, Forficula), während dort, wo eine Gliederung sich zeigt, oder wo Spuren einer solchen angedeutet sind, eine höhere Organisationsstufe bereits vorliegt. Hierfür spricht der Umstand, dass beim Embryo die Gliederung der Cerci meist erst sehr spät, erst kurz vor dem Verlassen des Eies einzutreten pflegt. Diese Gliederung ist dann übrigens, eben so wenig wie die Gliederung der Antennen, auf diejenige der Thoraxbeine zu beziehen.

Es hat sich hiermit ergeben, dass bezüglich der Gliederung eben so wenig wie in anderer Hinsicht eine scharfe Grenze zwischen Styli und Cerci sich ziehen lässt. Selbstverständlich will ich nun hiermit nicht dafür eintreten, dass eine Unterscheidung zwischen den beiden Anhängen gänzlich zwecklos wäre. Die Begriffe Cerci und Styli haben sich längst eingebürgert, sie sind bei der Beschreibung von Insekten sehr gut brauchbar und nichts wäre verfehlter, als sie nun mit einem Male aufgeben oder promiscue gebrauchen zu wollen.

Als Cerci hat man auch weiterhin die am Körperende befindlichen, in der Regel auch längeren Fortsätze zu bezeichnen, während die Styli meistens kürzer sind, nicht am Hinterende vorkommen, sondern einem oder mehreren der vorhergehenden Abdominalsegmente angehören.

Der Unterschied zwischen Cerci und Styli beruht also allein auf ihrer Lage, während man es im Übrigen mit gleichwerthigen Bildungen zu thun hat.

Fasst man das Gesagte zusammen, so ergiebt sich folgendes Resultat:

Die Cerci sind die Homologa der Styli, gerade wie diese sind sie auf ehemalige abdominale Extremitäten zurückzuführen.

5) Die Gonapophysen.

Eine weitere Kategorie von Abdominalanhängen, die an die vorhin besprochenen Cerci und Styli in mancher Hinsicht erinnern, sind die Geschlechtsanhänge oder Gonapophysen. Sie kommen bei zahlreichen Insekten vor und bilden bekanntlich die als Legescheide, als Stachel etc. bezeichneten Hinterleibsfortsätze.

Die morphologische Deutung der letzteren ist zur Zeit noch nicht klar gestellt. Die Auffassung von Verhoeff (95) bezüglich der Gonapophysen von Machilis haben wir bereits oben kennen gelernt. Er deutet sie als ehemalige Extremitäten (»Lokomotionsanhänge minus coxae«) und lehnt sich hierin an die Ergebnisse zahlreicher früherer Beobachter an.

Es ist bei der großen Ausdehnung der einschlägigen Litteratur nicht angebracht, alle Arbeiten ausführlich zu besprechen, die das betreffende Gebiet behandeln, doch genügt es hervorzuheben, dass bei Weitem die Mehrzahl der Forscher, z. B. Uljanin (72), Kräpelin (73), Dewitz (75), Huxley (78), Cholodkowsky (91), Wheeler (93) u. A. die Gonapophysen als Homologa echter Extremitäten betrachtet hat.

Als Gegner einer derartigen Anschauungsweise ist Haase (89) zu nennen, der die Gonapophysen als Integumentalbildungen betrachtet wissen will, obwohl er einräumt, dass sie »von etwas höherer Werthigkeit als die Griffel« (Styli) wären. Auch Peytoureau (95) hat in neuerer Zeit auf Grund ausgedehnter vergleichender Untersuchungen manche Bedenken gegen die Extremitätennatur der Gonapophysen geltend gemacht. Im Lehrbuch von Korschelt und Heider (92) wird die Frage nach dem morphologischen Werth der Gonapophysen als eine noch offene dahingestellt.

Ausgehend von dem Gesichtspunkt, dass die Deutung der Geschlechtsanhänge speciell durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen eine sichere Grundlage gewinnen könne, habe ich solche an verschiedenen Insekten ausgeführt.

Gryllus domesticus L. ist für diese Zwecke ein besonders geeignetes Insekt. An den Embryonen kommen elf Paar abdominaler Extremitäten zur Entwicklung. Mit Ausnahme des ersten und elften Paares sind die Extremitätenhöcker der Grillen allerdings nur kleine zipfelförmige Fortsätze, die lateral von den Bauchganglien, zwischen diesen und den Stigmen sich erheben. Ähnlich wie dies bei anderen Insekten beschrieben wurde, werden im weiteren Entwicklungs-

verlauf die Extremitätenanlagen des zweiten bis zehnten Segmentes allmählich flacher, sie verschwinden, oder richtiger gesagt, sie werden dazu verwendet, um die lateralen Abschnitte der abdominalen Sternite herzustellen. Diese lateralen Abschnitte sind, entsprechend der geringen Entwicklung der Extremitätenanlagen, bei Gryllus ebenfalls verhältnismäßig sehr klein.

Auch im elften Abdominalsegment tritt bei Gryllus eine Sternitenanlage auf, die indessen nur eine vorübergehende Bildung ist, indem sie sich später mit dem zehnten vereinigt. Erst hinter dem elften Abdominalsternit erheben sich die Laminae anales, welche somit einem zwölften Endsegment des Abdomens zugerechnet werden müssen.

Die Abdominalsternite sind beim Embryo einfache Hypodermislagen, die sich später mit einer dünnen Cuticula bedecken. Nicht die geringste Erhebung ist an ihnen bemerkbar und deutet auf die spätere Entfaltung der Gonapophysen hin. Erwähnenswerth ist höchstens, dass die Hypodermis an den hinteren Sterniten (neunten und zehnten) ein wenig verdickt erscheint, ein Umstand, der vermuthlich durch die Verkürzung und schwache Einkrümmung des Hinterendes bedingt ist.

Sobald die jungen Grillen das Ei verlassen, treffen wir am Hinterende des Abdomens folgende Verhältnisse an (Fig. 7). Die ersten acht Segmente bieten nichts besonders Bemerkenswerthes, zwischen Rücken- und Bauchplatten liegen weite Pleuralhäute, in denen sich die Stigmen befinden. An das große achte Sternit schließt sich ein viel schmaleres neuntes an, das in der Nähe seines hinteren Randes mit einigen langen schwarzen Chitinborsten besetzt ist. Das zehnte abdominale Sternit ist noch vollkommen erhalten. Seine breiteren Lateraltheile schlagen sich dorsalwärts um und gehen in die zehnte Rückenplatte über. Die Laminae anales sind typisch entwickelt.

Die Geschlechter sind in diesem Stadium äußerlich nicht ganz leicht zu unterscheiden. Erst bei einer genaueren Betrachtung erkennt man, dass beim Männchen an der Intersegmentalhaut zwischen dem neunten und zehnten Segmente sich die verdickten Endabschnitte der Vasa deferentia ansetzen. Zwischen ihnen befindet sich eine Ektodermeinstülpung: die Anlage des Ductus ejaculatorius.

Im weiblichen Geschlecht fehlt an der bezeichneten Stelle die Einstülpung. Die Ovidukte setzen sich an das Hinterende des siebenten Abdominalsternites an. Schnittserien ergeben, dass von

irgend welchen Hypodermiswucherungen an den hinteren Abdominalsegmenten keine Spur vorhanden ist.

Bei Larven von Gryllus campestris, die einige Stunden gelebt haben, tritt die Ausfärbung der Chitincuticula ein. Letztere wird dunkelbraun, der hintere Rand des Pronotum, das Mesonotum und der Grundtheil der Cerci schwefelgelb. Der Körper verkürzt sich. Der mittlere Theil des zehnten Abdominalsternites wird von dem neunten Sternit überdeckt und nur die lateralen Theile des ersteren bleiben noch sichtbar. Anzeichen von Gonapophysen sind eben so wenig wie früher vorhanden.

Erst nach der zweiten (oder dritten?) Häutung machen sich am hinteren Rande des achten abdominalen Sternites zwei scheibenförmige Hypodermisverdickungen bemerkbar. Ähnliche Verdickungen zeigen sich auch im Bereiche des neunten Sternites. Die über den Hypodermisverdickungen liegende Cuticula erscheint ein wenig vorgewölbt.

Nach einer abermaligen Häutung gestalten sich die Hypodermisverdickungen zu sechs zapfenartigen Anhängen um. Ein Paar derselben sitzt dem Hinterende des achten Abdominalsegmentes an, zwei weitere Paare dem des neunten Segmentes. Die lateralen Gonapophysen des neunten Segmentes entwickeln sich bedeutend stärker als die medialen, welche sie später vollständig bedecken. Die sechs Gonapophysen liefern schließlich in bekannter Weise (cf. Dewitz, 75) die Legescheide des weiblichen Insekts.

Bei Gryllus kann die morphologische Bedeutung der Gonapophysen keinem Zweifel unterworfen sein. Abdominalextremitätenn sind beim Embyro an dem fraglichen achten und neunten Segmente vorhanden, sie bilden sich später indessen zurück, und sowohl bei älteren Embryonen wie bei jungen Larven lässt sich von ihnen nicht der geringste Überrest mehr nachweisen. Erst später, bei älteren Larven, entstehen die Gonapophysen, welche somit unzweifelhaft als sekundäre Hypodermiswucherungen resp. Hautausstülpungen betrachtet werden müssen.

Dieses Resultat steht in Kontrast zu den Ergebnissen von Dewitz 75) und Wheeler (93). Beide Autoren haben die Entwicklung der Gonapophysen bei Locustiden untersucht. Dewitz hat nur die ältesten, vor dem Ausschlüpfen befindlichen Embryonen untersucht, sein Augenmerk aber hauptsächlich auf die postembryonale Entfaltung der Legescheide von Locusta gerichtet. Umgekehrt hat Wheeler

gerade die jüngeren Embryonalstadien von Xiphidium in Betracht gezogen, so dass wir auf diese Weise in den Stand gesetzt sind, uns ein annähernd vollständiges Bild von der Entwicklung der uns hier interessirenden Anhänge bei den Locustiden machen zu können.

Dewitz stellte fest, dass die Styli, deren Extremitätennatur wir vorhin kennen gelernt haben, zu den äußeren Geschlechtsanhängen des neunten Segmentes werden. Die Gonapophysen des achten Segmentes gehen aus einem Paar sogenannter Imaginalscheiben hervor. Wheeler ergänzte diese Beobachtungen dahin, dass die Styli thatsächlich aus embryonalen Extremitäten hervorgehen und dass auch die genannten Imaginalscheiben sich auf abdominale Extremitäten, nämlich auf die des achten Segmentes, zurückführen lassen. Auf Grund ihrer Untersuchungen treten sodann beide Autoren entschieden für die Extremitätennatur der Gonapophysen ein.

Um wo möglich den vorliegenden Widerspruch mit meinen an Gryllus erhaltenen Resultaten zu lösen, habe ich selbst Beobachtungen an einer Locustide (Decticus verrucivorus L.) vorgenommen, Untersuchungen, die allerdings desswegen fragmentarisch geblieben, weil sie sich lediglich auf einige ältere Embryonen, sowie auf junge Larven beschränken konnten.

Bei den weiblichen Individuen von Decticus ist in den erwähnten Stadien das Abdomen ähnlich wie bei Gryllus gestaltet. Es sind zehn Abdominalsegmente zu unterscheiden, hinter dem zehnten Segment folgen die Cerci, sowie die Laminae anales.

Das Vorhandensein eines selbständigen zehnten Segmentes stimmt vollständig mit dem oben beschriebenen Verhalten von Gryllus überein und steht auch im Einklang mit den Beobachtungen von Dewitz. Diesem Autor zufolge soll jedoch das zehnte Abdominalsternit kein selbständiger Abschnitt sein, sondern sich erst nachträglich von dem Endsegment abgliedern. Letztere Angabe ist höchst wahrscheinlich falsch. Nach meinen Erfahrungen zeigen zwar die hinteren Abdominalsegmente beim Insektenembryo eine weitgehende Tendenz zu verkümmern und mit einander zu verschmelzen, niemals sind aber Theilungen derselben bisher beobachtet worden. Überdies lässt sich bei Gryllus das Persistiren des sehr ähnlich gestalteten zehnten Abdominalsegmentes vom Embryo bis ins Larvenleben hinein ohne Schwierigkeit verfolgen. Zweifelsohne wird man somit bei weiteren Untersuchungen das gleiche Verhalten auch bei den Locustiden nachweisen können.

Am neunten Abdominalsegment der Embryonen von Decticus

finden sich die Styli vor, außerdem am achten der weiblichen Individuen ein Paar von halbmondförmigen Hypodermisverdickungen oder Imaginalscheiben, deren sichere Herkunft ich leider aus Mangel an Material noch nicht ermitteln konnte.

Bei jungen Larven von Decticus (einige Stunden nach dem Auskriechen) beobachtete ich, dass auch im neunten Abdominalsegmente Hypodermisverdickungen vorhanden sind (Fig. 1). Dieselben sind etwas schmaler als im vorhergehenden Segmente und liegen (*gon.lat.*$_9$) hinter dem Stylus. Auch zwischen den Griffeln ist die Hypodermis verdickt (*gon.med.*$_9$), diese Verdickung ist aber nicht sehr scharf umschrieben.

In einem etwas weiter fortgeschrittenen Larvenstadium (Fig. 2) haben sich die Gonapophysen ausgebildet. Die Hypodermisscheiben des achten Segmentes sind zu den vorderen Gonapophysen geworden. Die zwischen den Styli aufgetretene Verdickung hat die medialen Gonapophysen des neunten Segmentes ergeben. Laterale Gonapophysen vermissen wir in letzterem Segmente, dagegen fällt es auf, dass die Styli beträchtlich größer geworden sind, die an ihnen sitzenden Chitinborsten, welche früher nahezu bis zur Basis reichten, gehen jetzt nicht mehr so weit abwärts: es macht den Eindruck, als ob die Styli durch eine Hypodermiswucherung etwas emporgehoben wären.

Das Vorhandensein selbständiger Hypodermisverdickungen am Hinterrande des neunten Abdominalsegmentes junger Larven ist nicht ohne Interesse. Es deutet zum mindesten darauf hin, dass bei Decticus nicht die gesammte laterale Gonapophyse dieses Segmentes aus dem Stylus besteht, sondern dass an ihrer Bildung auch noch die Hypodermis betheiligt ist. Die Wucherung derselben hat man vielleicht bei Decticus sogar als eigentliche Bildungsstätte der Gonapophysen zu betrachten, während die Styli im Wesentlichen oder gänzlich hierbei unbetheiligt sind.

Eine Stütze erhält jedenfalls diese Auffassung durch gewisse Beobachtungen von Peytoureau (95) an Periplaneta. Durch sorgfältige Untersuchung an zahlreichen auf einander folgenden Entwicklungsstadien dieses leicht zu erlangenden Insektes konnte der genannte Autor sich davon überzeugen, dass bei jungen Larven unterhalb der Styli ebenfalls eine selbständige Hypodermiswucherung entsteht, welche gewissermaßen den ganzen Stylus vor sich herschiebt, der dann bei Gelegenheit einer weiteren Häutung vollkommen abgeworfen wird. Die Hypodermiswucherung selbst bildet sich bei Periplaneta zur Gonapophyse um.

Der Unterschied zwischen Locustiden und Periplaneta beruht, wie auch Peytoureau bereits treffend hervorhob, im Wesentlichen nur darin, dass im ersteren Falle die Gonapophysen schon beim Embryo angelegt werden, während sie bei der genannten Blattide wie bei Gryllus erst während des Larvenlebens hervortreten.

Die überaus frühzeitige Anlage der Geschlechtsanhänge ist es eben, welche bei den Locustiden die Entscheidung so schwierig gestaltet, ob Styli oder ob sekundäre Hypodermisverdickungen zu den Gonapophysen werden. Das von mir beobachtete Auftreten solcher Verdickungen bei Decticus dürfte aber gewiss sehr wesentlich zu Gunsten der letzteren Annahme sprechen. Damit würde dann gleichzeitig eine vollkommene Übereinstimmung mit anderen Orthopteren erzielt worden sein.

Die Angabe von Wheeler 93), dass die Imaginalscheiben des achten Segmentes bei Xiphidium angeblich aus Extremitätenanlagen hervorgehen sollen, bedarf noch der Bestätigung. Auch hier wird bei der frühen Entwicklung der Gonapophysen die richtige Auffassung sehr wesentlich erschwert sein. Wenn nämlich die Imaginalscheiben bereits auftreten, noch ehe die Extremitäten vollkommen rückgebildet sind, so liegt es nahe, sie auf die letzteren zu beziehen, obwohl beide Gebilde wahrscheinlich gar nichts mit einander zu thun haben.

Wie gesagt, die Locustiden scheinen mir zur Lösung derartiger Fragen nicht besonders geeignet zu sein. Untersuchungen an verwandten Insekten werden vielleicht weit eher zur Aufklärung sich brauchbar erweisen, und ich möchte in dieser Beziehung besonders auf Gryllus aufmerksam machen, wo mir der sichere Nachweis gelungen ist, dass die Gonapophysen erst auftreten, nachdem die Extremitäten bereits seit längerer Zeit vollkommen verschwunden waren.

Ich gehe noch auf einen Einwand ein, den man mir an dieser Stelle vielleicht machen wird. Man könnte sagen, dass bei Gryllus von den Abdominalextremitäten eine schwer nachweisbare Anlage im latenten Zustande erhalten bliebe, welche später zum Ausgangspunkt der Gonapophysenbildung würde.

Das Vorhandensein solcher latenter Extremitätenanlagen ist ja mehrfach angenommen worden, z. B. für die Entstehung der Abdominalanhänge bei Lepidopterenlarven, für die Bildung der Thoraxbeine von Hymenopteren etc. Im Lehrbuch von Korschelt und Heider (1892. Heft 2. pag. 797) sind derartige Fälle erwähnt und besprochen worden.

Um diesen eventuellen Einwurf entkräften zu können, kam es mir darauf an, die Entstehung der Gonapophysen bei Insekten zu verfolgen, welche nicht im Besitze von embryonalen Abdominalextremitäten sind. Zu diesem Zwecke wählte ich Hemipteren aus und schildere im Folgenden einige meiner Beobachtungen an Nepa cinerea L. und Naucoris cimicoides L.

Über die morphologische Bedeutung der Gonapophysen von Hemipteren hat sich meines Wissens bisher nur Verhoeff (93) geäußert, welcher die Gonapophysen (Ovipositoren) der Wanzen mit den Mundtheilen vergleicht. Er sagt an anderer Stelle (94): »Letztere (die Ovipositoren) sind nicht aus Segmentplatten abzuleiten, stellen vielmehr umgemodelte ventrale Anhänge oder Gliedmaßen des Abdomens vor.«

Über die Entwicklung der Gonapophysen bei den Hemipteren ist, so viel ich weiß, bislang überhaupt noch nichts bekannt geworden.

Die Embryonen von Nepa besitzen, so weit meine Beobachtungen reichen, keine Abdominalextremitäten, bei den Embryonen der verwandten Gattungen Naucoris und Notonecta kommen solche sicher nicht vor. Dies gilt wenigstens für die hinteren Segmente, während am ersten Abdominalsegment bei den genannten Insekten Gliedmaßen ursprünglich vorhanden sind, sich aber später in die vielfach bei Insektenembryonen vorkommenden drüsigen Organe umgestalten, welche schließlich in das Körperinnere eingestülpt werden.

Die Bauchplatten der hinteren Abdominalsegmente sind beim Embryo von Nepa einfache Platten, an denen keine Fortsätze vorhanden sind. Unter den Sterniten nimmt dasjenige des siebenten Abdominalsegmentes in so fern eine Sonderstellung ein, als es sich im weiteren Entwicklungsverlaufe winkelig zu den beiden folgenden Bauchplatten stellt, so dass diese bei einer Ansicht von der Bauchseite zum Theil von dem siebenten Sternite verdeckt sind.

Bei jungen aus dem Ei ausgeschlüpften Larven ist die Überdeckung des achten und neunten Sternites durch das siebente bereits eine unverkennbare. Obwohl diese beiden Sternite somit nur unvollkommen sichtbar sind, so habe ich mich doch davon überzeugen können, dass an ihnen noch keine Vorsprünge entwickelt sind. Die Hypodermis ist allerdings an den hinteren Segmenten verdickt, diese Verdickung ist jedoch eine vollständig gleichmäßige.

Erst bei Larven von Nepa, welche eine Länge von circa 8 mm erlangt haben, kommen als kleine Höckerchen die Gonapophysen äußerlich zum Vorschein. Bei den weiblichen Individuen sind es

wieder drei Gonapophysenpaare, welche in einem bereits etwas fortgeschrittenen Entwicklungsstadium in Fig. 3 zu erkennen sind.

Das erste Paar gehört dem achten Segmente an. Die Gonapophysen haben die Form kleiner Zapfen mit schwach konvexem lateralen Rande. Etwas vor ihnen, am vorderen Rande des achten Sternites, zum Theil schon in der Intersegmentalhaut zwischen diesem und dem siebenten gelegen, findet sich in der Medianlinie ein schmaler Längsschlitz vor, durch welchen die Geschlechtsöffnung (ektodermale Einstülpung für die Vagina) markirt wird.

Das nächstfolgende Gonapophysenpaar befindet sich an der Grenze des achten und neunten Segmentes, doch dürfte es bereits dem letzteren zuzurechnen sein. Die hier befindlichen Gonapophysen sind die größten, sie stoßen in der Medianlinie an einander. Das dritte Gonapophysenpaar gehört dem neunten Segmente an, es liegt am weitesten lateralwärts und tritt in Form etwas kleinerer dreieckiger Fortsätze auf.

Die drei Gonapophysenpaare werden bei dem weiteren Wachsthum der Larve immer deutlicher und sind bei der Nymphe (dem letzten Larvenstadium) am kräftigsten entwickelt. Für eine richtige Beurtheilung der äußeren weiblichen Geschlechtstheile des entwickelten Insektes ist die Kenntnis der larvalen Gonapophysen von großer Wichtigkeit.

Die beiden vorderen Gonapophysenpaare bilden sich zu dem eigentlichen Legestachel um, der, wie Verhoeff in zutreffender Weise beschrieben, aus zwei vorderen und zwei hinteren Ovipositoren zusammengesetzt ist.

Die Gonapophysen des dritten Paares bleiben von dem Legestachel getrennt und stellen bei der Imago zwei kegelförmige, mit langen Haaren besetzte Anhänge dar, die dem Hinterrande des neunten Abdominalsternites aufsitzen. Sie sind von Verhoeff (93) verkannt worden. Er hat sie als Pseudostyli beschrieben und deutet sie als »Pleuren« des neunten Abdominalsegmentes. Ich werde an anderer Stelle zeigen, dass die sogen. Pleuren des betreffenden Segmentes in Wirklichkeit aber in ganz anderen Bildungen zu erblicken sind, indem sie an der Herstellung der Athemröhre sich betheiligen.

Bei Naucoris vollzieht sich die Entwicklung der Gonapophysen im Princip in der gleichen Weise. Am achten und neunten Abdominalsegment, welche keine Extremitätenanlagen besitzen, sind weder beim Embryo noch bei jungen Larven Vorsprünge oder selbst nur Imaginalscheiben nachzuweisen.

Erst spät treten die Gonapophysen auf. Sie zeigen sich als sechs kleine flache, buckelförmige Erhebungen, die wegen der dunklen Färbung der sie bedeckenden Chitinschicht von den umliegenden Theilen leicht zu unterscheiden sind.

Ein Paar von Erhebungen liegt in der hinteren Hälfte des achten Segmentes der Medianlinie genähert. Im neunten Segment schließt sich an das erste Paar ein eben so gelegenes zweites an, zu dessen Seiten am Hinterende des neunten Segmentes endlich das dritte Paar von dunklen Knöpfchen sich bemerkbar macht. Die weitere Entwicklung der Gonapophysen von Naucoris habe ich nicht verfolgt, ich zweifle indessen nicht daran, dass sie zu den Bestandtheilen der definitiven weiblichen Geschlechtsanhänge in ähnlicher Beziehung stehen wie bei Nepa. Der Legeapparat dieser beiden Formen ist ja, wie wir durch die Untersuchungen von VERHOEFF wissen, ganz entsprechend gestaltet. Hinsichtlich der Entwicklung ergiebt sich bei Naucoris nur in so fern eine Abweichung, als die sich entwickelnden Theile des Legestachels unmöglich innerhalb der überaus flachen Gonapophysen selbst sich ausbilden können. Betrachtet man nämlich ein Exemplar, welches unmittelbar vor Abwerfung der letzten Larvenhaut steht, im aufgehellten Zustande, so zeigen sich die Bestandtheile des Legestachels weiter vorn gelegen, sie reichen nur mit ihrer hinteren Spitze bis zu den dunklen Chitinknöpfchen (Gonapophysen) hin. Es ist gleichwohl nicht daran zu zweifeln, dass die unter den letzteren befindliche Matrix als Ursprungsquelle für die entsprechenden Theile des Legeapparates anzusehen ist.

Die Beobachtungen an Nepa und Naucoris haben ergeben, dass die Gonapophysen als einfache Hypodermiswucherungen angelegt werden. Letztere können aus dem Grunde unmöglich auf Extremitäten zurückgeführt werden, weil in keiner Epoche des embryonalen und larvalen Lebens an den betreffenden Segmenten Extremitäten nachweisbar waren.

Unter diesen Umständen ist es somit auch vollkommen ausgeschlossen, dass irgend welche in rudimentärem Zustande verharrende Gliedmaßenanlage in Thätigkeit treten kann.

Auf die Bildung der äußeren (ektodermalen) Geschlechtsanhänge der Männchen bin ich hier nicht näher eingegangen, denn sie lässt sich im Wesentlichen auf die gleichen Hypodermiswucherungen zurückführen. Für die Orthopteren liegen bereits diesbezügliche Unter-

suchungen von Dewitz vor. Die männlichen Geschlechtsanhänge entstehen bei Locusta im neunten Abdominalsegmente.

Ein ähnliches Verhalten habe ich selbst bei männlichen Nepalarven angetroffen. Auch dort bilden sich im neunten Segmente die Gonapophysen, die als eine Anzahl buckelförmiger, nur wenig von einander abgesetzter Vorwölbungen auftreten, unter denen besonders die beiden lateralen hinteren durch ihre stärkere Chitinisirung auffallen.

Die Entwicklung der Gonapophysen von Nepa und Naucoris ist desswegen bemerkenswerth, weil sie vollkommen parallel mit der Entwicklung der Gonapophysen bei den Orthopteren verläuft. Hier wie dort beobachtet man im weiblichen Geschlecht ein Gonapophysenpaar am achten Segment und ein doppeltes Paar am neunten Segment.

Die Übereinstimmung, welche in dieser Hinsicht zwischen Orthopteren und Hemipteren obwaltet, erstreckt sich auch noch auf weitere Insektengruppen. Den Untersuchungen von Dewitz (75) zufolge kehrt nämlich bei den Hymenopteren die gleiche Bildung des Stachels resp. der Legescheide wieder.

Wir werden hiermit zu der Vermuthung geführt, dass die Legeapparate der Insekten Organe von hohem phylogenetischen Alter darstellen, eine Ansicht, die noch dadurch an Boden gewinnt, dass schon bei zahlreichen Thysanuren (Machilis, Lepisma u. A.) Legescheiden in Funktion treten.

Das jetzt bei mehreren Insektengruppen konstatirte Vorhandensein eines doppelten Gonapophysenpaares am neunten Abdominalsegment scheint mir besonders gegen die bisher so weit verbreitete Annahme von der Extremitätennatur der Genitalanhänge zu sprechen. Bisher sah man sich, um diese Thatsache zu erklären, in die Nothwendigkeit versetzt, von einer eigenartigen Verdoppelung oder Verschiebung der zugehörigen Extremitäten zu sprechen.

So wirft Dewitz (75) die Frage auf, ob die vier Anhänge des neunten Abdominalsegmentes als zwei Gliedmaßenpaare anzusehen seien oder ob man sie als zwei gespaltene Gliedmaßen zu betrachten habe. Er neigt sich der letzteren Ansicht zu, während Wheeler (93) das Erstere für wahrscheinlicher hält. Viele andere Autoren sind aber über diesen bedenklichen Punkt stillschweigend hinweggegangen.

Derartige Schwierigkeiten kommen sogleich in Fortfall, sobald man der hier ausführlich begründeten Erklärung sich anschließt und die Gonapophysen überhaupt nicht mehr als Extremitäten ansieht oder sie von solchen abzuleiten sucht.

Hiermit kann dann ferner, wenigstens in den Grundzügen, eine morphologische Übereinstimmung zwischen den Legeapparaten der Weibchen und den männlichen Geschlechtsanhängen angenommen werden.

So weit die Begattungsapparate des Männchens nicht als umgewandelte Segmente zu deuten sind, so hat man sie früher wohl beinahe allgemein als Derivate der Hypodermis aufgefasst. Sieht man von der Deutung, welche Verhoeff (94) neuerdings den an den männlichen Genitalien befindlichen Parameren gegeben hat, ab, so sind Versuche, den Insektenpenis als verschmolzene Extremitäten zu erklären, oder die an der männlichen Genitalöffnung vorkommenden Anhänge auf Gliedmaßen zurückzuführen, meines Wissens bisher wenigstens noch nicht gemacht worden.

So wenig nun die Geschlechtsanhänge des Männchens von Gliedmaßen abzuleiten sind, so wenig ist dies bei den Legeapparaten des Weibchens der Fall, beiderlei Gebilde wird man unmöglich als total von einander different betrachten dürfen.

Berlin, im Januar 1896.

Litteraturverzeichnis.

H. Ayers (84), On the development of Oecanthus niveus and its parasite Teleas. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. III. No. 7. 1884.

N. Cholodkowsky (91), Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia (Blatta germanica. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7). Vol. XXXVIII. No. 5. 1891.

H. Dewitz (75), Über Bau und Entwicklung des Stachels und der Legescheide einiger Hymenopteren und der grünen Heuschrecke. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Vol. XXV. 1875.

V. Graber (91), Über die morphologische Bedeutung der ventralen Abdominalanhänge der Insektenembryonen. Morpholog. Jahrbuch. Vol. XVII. 1891.

E. Haase (89), Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morpholog. Jahrbuch. Vol. XV. 1883.

R. Heymons (95), Die Segmentirung des Insektenkörpers. Abhandlungen k. preuß. Akademie der Wissenschaften. 1895.

—— (95 a), Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren, unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet. Jena, G. Fischer. 1895.

Th. Huxley (78), Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Deutsch von Spengel. Leipzig 1878.

Korschelt und Heider (92), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Heft 2. Jena, G. Fischer. 1892.

C. Kräpelin (73), Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und die Entwicklungsgeschichte des Stachels der bienenartigen Thiere. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Vol. XXIII. 1873.

A. Peytoureau (95), Contribution à l'étude de la Morphologie de l'armure génitale des Insectes. Paris 1895.

P. Schmidt (95), Beiträge zur Kenntnis der niederen Myriapoden. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Vol. LIX. 1895.

W. N. Uljanin (72), Die Entwicklung des Stachels der Arbeitsbiene. Vgl. Kowalevsky: Sitzungsberichte der zoolog. Abtheilung der dritten Versammlung russischer Naturforscher. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Vol. XXII. 1872.

C. Verhoeff (93), Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera-Heteroptera und -Homoptera. Verhandl. des naturhistor. Vereins der preuß. Rheinlande, Westfalen und des Reg.-Bez. Osnabrück. Jahrg. 50. Vol. X. 1893.

—— (94), Zur Kenntnis der vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Coleoptera. Deutsche Entom. Zeitschrift. 1894.

—— (95), Cerci und Styli der Tracheaten. Entom. Nachrichten. Jahrg. 21. 1895.

W. M. Wheeler (93), A contribution to Insect Embryology. Journal of Morphology. Vol. VIII. 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

Abx$_{(1-11)}$ Abdominalextremität (erste bis elfte),
amp Endabschnitte (Ampullen) der mesodermalen Geschlechtsgänge,
bas.cerc Grundtheile (basale Träger) der Cerci,
cerc Cerci,
gon.$_8$ Gonapophysen des achten Abdominalsegmentes,
gon.lat.$_9$ laterale Gonapophysen des neunten Abdominalsegmentes,
gon.med.$_9$ mediale Gonapophysen des neunten Abdominalsegmentes,
lam.sub Lamina subanalis,
lam.sup Lamina supraanalis,
Pleur Pleura,
Proct Proctodäum (Enddarm),
St.$_{10}$ Stigma des achten Abdominalsegmentes,
Stern$_{(1-11)}$ Sternit (des ersten bis elften Abdominalsegmentes),
Styl Styli,

Terg$_{(1-11)}$ Tergit (des ersten bis elften Abdominalsegmentes),
vag weibliche Geschlechtsöffnung.

Die römischen Ziffern geben die Zahl der Abdominalsegmente an.

Sämmtliche Figuren sind nach aufgehellten, gefärbten Präparaten angefertigt. Bei Herstellung der Zeichnungen bin ich von Herrn E. H. Rübsaamen freundlichst unterstützt worden.

Fig. 1. Hinterende einer weiblichen Larve von Decticus verrucivorus, welche etwa eine Stunde nach dem Ausschlüpfen getödtet wurde. In der weichen Pleuralhaut zu den Seiten des achten Sternites ist das hinterste Stigmenpaar sichtbar. Am Hinterrande des achten Sternites die Anlagen der vorderen Gonapophysen (*gon.*$_8$).

Im neunten Segment ist der Stylus der rechten Seite nicht eingezeichnet. Zwischen den Styli sowie lateral und hinter denselben macht sich als Anlage der Gonapophysen eine Hypodermisverdickung (*gon.lat.*$_9$ und *med.*$_9$) bemerkbar.

Im vorderen Theile des neunten Segmentes (eigentlich intersegmental zwischen diesem und dem achten gelegen) schimmern die rudimentären Ampullen der Geschlechtsgänge hindurch, welche den an derselben Stelle liegenden, aber kräftig entwickelten Endstücken der Vasa deferentia beim Männchen entsprechen. Vergr. 70.

Fig. 2. Hinterende einer weiblichen Larve von Decticus. Älteres Stadium als in der vorigen Figur. Die Gonapophysen haben sich bereits entwickelt. Vergr. 55.

Fig. 3. Die hinteren Abdominalsegmente einer weiblichen Larve von Nepa cinerea. Das Sternit des siebenten Segmentes ist entfernt, um die darunter verborgenen Gonapophysen zu zeigen. Der Pfeil zeigt die Richtung nach dem Kopfende des Körpers an. Vergr. 35.

Fig. 4. Abdomen eines Keimstreifens von Periplaneta orientalis. Von der Seite gesehen. Im elften Segment befinden sich die Cerci, welche nach hinten gewendet sind. Im (zwölften) Analsegment die Laminae anales. Vergr. 65.

Fig. 5. Hinterende eines etwas älteren Keimstreifens von Periplaneta. Schräg von der Seite gesehen. In der kleinen Extremitätenanlage des zehnten Abdominalsegmentes ist ein Mesodermsäckchen (*amp*) sichtbar, welches der Ampulle des daselbst endigenden Vas deferens entspricht. Im neunten Segment ist bemerkenswerth die Anlage des Stylus. Vergr. 70.

Fig. 6. Hinterende eines Embryo von Mantis religiosa. Cerci und Styli sind einander sehr ähnlich gestaltet. Vergr. 75.

Fig. 7. Hinterende einer weiblichen Larve von Gryllus campestris kurze Zeit nach dem Auskriechen aus dem Ei. Es sind zehn selbständige Abdominalsternite vorhanden. Gonapophysen fehlen vollkommen. Vergr. 60.

Fig. 8. Hinterende einer männlichen Larve von Gryllus campestris kurze Zeit nach dem Auskriechen aus dem Ei, von der Dorsalseite betrachtet. Bemerkenswerth sind die deutlich abgesetzten Basalstücke der Cerci. Das zehnte und elfte Tergit sind in ihrem medialen Theile bereits mit einander verwachsen. Vergr. 60.

1.
amp
Stern
Pleur
gon
gon med
gon lat
gon lat
lam sup
lam sub
5
Stern
gon med
vag
gon
Stern
gon lat
7
lam sup
lam sub
4
lam sub
lam sup
Abx
Terg
Proct
gon lat
styl
lam sub
2
gon med
vag
gon
lam sub
6.
lam sup
VIII
IX
X
M
lam sub
Stern
Stern
amp
Stern
Stern
Stern
VIII

Zur Systematik der Rückenmuskeln.

Von

C. Gegenbaur.

Seit durch Joh. Müller (1837) für die systematische Behandlung der genuinen Rückenmuskeln des Menschen auf vergleichend-anatomischer Grundlage ein bedeutungsvoller Schritt geschehen, und später (1858) durch Henle eine erneute und umfassende Behandlung der Rückenmuskulatur erfolgt war, schien ein Abschluss mit den auf diesem Gebiete sich erhebenden Fragen eingetreten zu sein. Der bedeutendste Gewinn lag jedenfalls darin, dass das einzelnen Muskeln Eigenthümliche des allgemeinen Baues mehr in den Vordergrund trat, und dadurch mancher bis dahin in größerer Selbständigkeit behandelte Muskel einen Theil derselben dadurch verlor, und als ein regionaler Abschnitt eines viel größeren, längs der ganzen Wirbelsäule sich erstreckenden Komplexes sich zeigte. Aus dieser Zusammenfassung ergaben sich auch manche didaktische Vortheile, die nie ausbleiben, je mehr die Erkenntnis den Fundamenten zustrebt, und dabei die komplicirter gewordenen Befunde von einfacheren abzuleiten im Stande ist.

Dass die Gesammtheit der Rückenmuskulatur aus metameren Anlagen hervorging, ist phylogenetisch wie ontogenetisch erwiesen. Auf niederer phylogenetischer Stufe sehen wir sie noch bei urodelen Amphibien. Die einzelnen Metameren der dorsalen Muskulatur blieben erhalten. Die Myosepten sind jedoch nicht mehr von der Bedeutung, die sie bei Fischen besaßen, indem sie nicht mehr der Gesammtheit der Myomeren zur Befestigung dienen, so dass der größte Theil dieser Muskulatur noch der direkten Verbindung mit dem Skelette entbehrt. Mit dem Skelette verbunden, d. h. an die die Dornfortsätze der Wirbel repräsentirenden Vorsprünge inserirt, ergiebt sich der mediale Theil der Muskulatur, die Myomeren zeigen

daher Verschiebungen und bieten etwas längere Faserzüge. Man kann somit sagen, es beginne eine Sonderung der Gesammtmuskulatur in einen medialen und einen lateralen Abschnitt[1]. Da diese Differenzirung nur medial sich ausspricht, und ein allmählicher Übergang gegen den lateralen Theil der in Rede stehenden Muskulatur besteht, so ist im Ganzen nur der Beginn eines Processes vorhanden, den wir in höheren Abtheilungen weiter geführt sehen. Wir sehen die Trennung vollzogen bei Reptilien und bei Säugethieren. Es sind aber hier an den Produkten jener Sonderung zugleich manche andere Umgestaltungen erfolgt, so dass der primitivere Zustand mehr oder minder verhüllt wird. Er ist jedoch dabei keineswegs verschwunden. Prüfen wir die Rückenmuskeln des Menschen. Es sind zwei Hauptmassen von Muskeln vorhanden, die durch Verlauf und Insertionen am schärfsten zu charakterisiren sind: ein medialer und ein lateraler Längszug, jeder mit seinen Einzelportionen (Insertionszacken) schräg aufsteigend, aber die mediale Portion ist medial, die laterale Portion lateral abgelenkt. Das begreift sich aus den Skeletverhältnissen. Medial sind es die Dornfortsätze der Wirbel, welche Insertionen aufnehmen, und wohl unter dem Einflusse dieser Beziehungen ihre Ausbildung erhielten; lateral sind es Querfortsätze, und, bei einem Übergreifen der Muskulatur, die Rippen, zu welchen Insertionen gelangen.

Es bietet sich also hierin ein *Eintheilungsprincip für die gesammten Rückenmuskeln. Dieses gründet sich auf die Insertionen, und diese selbst sind durch die topischen Beziehungen bedingt.* Der medialen Muskulatur gehört vor Allem der Transversospinalis an, mit seinen aus der verschiedenen Werthigkeit der Unterabtheilungen der Wirbelsäule entsprungenen Schichten. Auch der Schädel zeigt in den Kopfportionen seinen Einfluss; dann gehört hierher der Spinalis. Der lateralen Partie fällt der Sacrospinalis zu, in Ileocostalis und Longissimus sich sondernd.

Als eine Abweichung von diesem Eintheilungsprincipe stellt sich das Verhalten des Longissimus dar, denn für diesen Muskel bestehen ja auch sehnige Ursprünge von Wirbeldornen. Die Verlegung des Ursprungs medianwärts hängt zusammen mit der Ausbildung der aponeurotischen lumbo-dorsalen Fascie, und ist zugleich an das Ver-

[1] Auch bei Fischen trifft sich der medialste Theil dieser Muskulatur nicht mehr in indifferentem Zustande. Auf solche Besonderheiten einzugehen, liegt außerhalb des Zweckes dieser Mittheilung.

halten des Spinalis dorsi geknüpft. Beide Punkte sind etwas näher ins Auge zu fassen.

Jene Fascie bedeckt am sacralen Abschnitte die hier beginnende mediale Portion der Rückenmuskulatur — den hier beginnenden Multifidus — und löst sich aufwärts allmählich in die sehnigen Züge auf, welche einem Theile des Longissimus als Ursprung dienen. Der letztere Muskel bedient sich so der Fascie, die ihre Befestigung an Wirbeldornen findet. Wie die Ausbildung der Fascie einen sekundären Vorgang vorstellt, so ist auch der Antritt der Muskelursprünge ein solcher, und bei jungen menschlichen Embryonen kommt ihr natürlich eine indifferentere Beschaffenheit zu. Was den Spinalis dorsi betrifft, so ist derselbe nach seiner Sonderung ganz in dem Verhalten der Spinalis cervicis. Er erscheint zuerst als eine oberflächliche Portion des primitiven Transversospinalis und bietet bei Embryonen von 8,6 cm Kopf-Steißlänge direkte spinale Ursprünge, allerdings erst an seinem hintersten Abschnitte. Der vordere, größere Theil des Muskels konnte vom Transversospinalis nicht getrennt werden. Indem sich die Fascie des Longissimus, die in Ursprungssehnen des letzteren übergeht, ventral von jenem Spinalis in dem gegebenen Falle mit ganz feinen Zügen zu Wirbeldornen erstreckt, kommen jene Spinalisursprünge über jene Fascie zu liegen, und gelangen mit jenen sehnigen Zügen in Zusammenhang, d. h. sie entspringen dann von ihnen. So kommt der definitive Zustand zum Vorscheine. Es besteht somit zwischen Spinalis dorsi und Longissimus kein ursprünglicher Zusammenhang, wie sie ja auch differenten primitiven Abtheilungen der Rückenmuskeln angehören.

Indem so eine Ordnung der Rückenmuskeln möglich wird, bleibt noch der Splenius übrig. Er erscheint erst bei Säugethieren, fehlt aber noch den Cetaceen, wo ihn Meckel in einer Kopfportion der lateralen Rückenmuskulatur angenommen hat. Seine Insertionsverhältnisse deuten an, dass er der lateralen Portion angehört. Die Insertionen der Muskeln repräsentiren im Großen und Ganzen die konservativeren Zustände, wenn auch keineswegs in allen Fällen. Durch den spinalen Ursprung könnte er der medialen Gruppe zugerechnet werden, aber die Produkte dieser Gruppe besitzen nie einen ähnlichen Verlauf, bis auf den Obliquus cap. inferior, von dem durch die Vergleichung in hohem Grade wahrscheinlich ist, dass er seine Eigenthümlichkeit aus einer Umwandlung empfing, die bei den Reptilien noch nicht vollzogen ist (S. Chapuis, Zeitschrift für Anat.

und Entwickl. Bd. II). Zur Feststellung der genetischen Beziehungen des Splenius sind aber noch weitere Forschungen nöthig. Bei dem erwähnten Embryo war er bereits gesondert. Wenn sich noch bestimmter nachweisen ließe, dass dem Splenius eine Genese aus der lateralen Portion der dorsalen Muskulatur zukomme, wäre der Einklang in den Bestandtheilen der beiden großen Abtheilungen jener Muskulatur völlig evident, und dann würde auch die Behandlung jener beiden Abschnitte sich danach zu richten haben, wenn sie nicht rein »beschreibend« bleiben will.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii.

Von

Dr. C. K. Hoffmann,
Professor an der Reichsuniversität in Leiden.

Mit Tafel II—V.

I. Der Gastrulationsprocess und die Anlage der beiden primären Keimblätter.

Über den Furchungsprocess bei *Acanthias vulgaris* besitze ich zu wenig Material, um darüber etwas mittheilen zu können, darum werde ich die Beschreibung mit einem Entwicklungsstadium beginnen, in welchem die Furchung ihr Ende erreicht und die Furchungshöhle einen bedeutenden Umfang erlangt hat. Taf. II Fig. 1 stellt einen axialen Längsschnitt durch ein solches Entwicklungsstadium vor. Der Keim hat eine rundlich-ovale Gestalt, der longitudinale Durchmesser weicht nicht viel von dem Querdurchmesser ab. Alle Zellen der Keimhaut sind noch strotzend mit Dotterkörnchen gefüllt. Die der oberen Schicht liegen dicht neben einander, sie haben sich gegenseitig abgeplattet und dadurch eine mehr oder weniger deutlich cylindrische Gestalt angenommen. Die darauf nach unten zu folgenden sind mehr oder weniger rundlich-polygonal, während die in den untersten Schichten noch alle Kugelgestalt besitzen und entweder locker an einander gefügt oder durch kleinere oder größere Zwischenräume von einander getrennt sind. In dem Nahrungsdotter liegen die bekannten Dotterkerne (*dk*), zum Theil als Konglomerate von Kernen, die in nichts von den Kernen der Furchungszellen sich unterscheiden, zum Theil als riesige Chromatinknäuel. Mitotisch sich theilende Dotterkerne ließen sich in diesem Entwicklungsstadium mit Bestimmtheit nicht nachweisen. Die Furchungshöhle liegt nicht

ganz central, sondern etwas mehr dem künftigen Vorderende genähert; der Dotter bildet den Boden und die eben beschriebenen Furchungskugeln das Dach dieser Höhle. Besonders an dem Boden der genannten Höhle überzeugt man sich leicht, dass Bildung neuer Zellen aus den freien Kernen des Nahrungsdotters in reichem Maße stattfindet. Aber nicht allein am genannten Orte, sondern überall fügen sich dem unteren Rande der Keimhaut neue Zellen zu, die in ähnlicher Weise aus den Dotterkernen entstehen. Die neu gebildeten Furchungskugeln sind sehr wechselnd von Größe, einige sind ungefähr so groß wie die schon vorhandenen, andere dagegen fast doppelt so groß, oft größer. Letztgenannte enthalten öfters nicht einen, sondern zwei oder mehrere Kerne, und diese Thatsache erklärt den Umstand, dass Furchungskugeln mit pluripolärer Mitose keine Seltenheit sind.

Das Gastrulastadium. Bei *Acanthias* kommt eine sehr deutliche Gastrula vor. Dies Gastrulastadium entspricht aber nicht dem gleichnamigen Entwicklungsstadium, wie es von Rabl (56) bei *Pristiurus*, von Kastschenko (35) bei *Scyllium*, *Pristiurus* und *Torpedo*, und von Ziegler (73) bei *Torpedo* beschrieben ist, ein Stadium, welches der berühmte englische Embryologe Balfour (1) und später auch Rückert (60) als »Pseudoinvagination« bezeichnet haben. Das von mir als »Gastrula« bezeichnete Entwicklungsstadium ist, so viel ich weiß, bis jetzt noch bei keinem anderen Selachier angetroffen und wirft auf den Gastrulationsprocess des aus meroblastischen Eiern sich entwickelnden Embryo der Wirbelthiere ein neues Licht. Voriges Jahr (im Januar) habe ich dasselbe zum ersten Mal beobachtet, und zwar an einem jungen, wahrscheinlich zum ersten Male trächtigen Weibchen, mit sieben verhältnismäßig kleinen Eiern. Der Keim resp. die Keimhaut zeigte ebenfalls noch eine rundlich-ovale Gestalt, an dem einen Ende der longitudinalen Achse lag bei allen ein kleines, mit bloßem Auge deutlich sichtbares bläschenförmiges Gebilde von unbekannter Bedeutung. Der Umstand, dass bei allen sieben ganz frischen Eiern dies Gebilde vorkam und dieselbe Stelle einnahm, schloss schon den Verdacht aus, dass es sich hier um irgend ein Kunstprodukt handle.

Eine genauere Untersuchung zeigte, dass dies bläschenförmige Gebilde nichts Anderes als eine kolossale Gastrulaeinstülpung ist, die in ihrer Lage genau der Gastrulaeinstülpung bei den Amphibien, Cyclostomen und Amphioxus entspricht und wie bei diesen am hinteren Ende des Blastoderms resp. am späteren Hinterende des Embryo entsteht.

Einen axialen Längsschnitt durch das in Rede stehende Entwicklungsstadium zeigt Taf. II Fig. 2. Die Blastodermzellen weichen in Form und Gestalt noch sehr wenig von denen des vorher beschriebenen Entwicklungsstadiums ab, nur sind sie im Allgemeinen von etwas niedrigeren Dimensionen. Am hinteren Rande des Blastoderms liegt die kolossale Gastrulaeinstülpung, dieselbe ist 0,45—0,50 mm tief, 0,55—0,60 mm breit, während der runde Gastrulamund einen Durchmesser von $^1/_3$ mm hat, das ganze Gebilde ist also leicht mit bloßem Auge sichtbar. Die Vorderwand der Gastrulahöhle wird durch die sehr dicke hintere Wand des Blastoderms, die ventrale und hintere Wand derselben durch den Dotter gebildet, während der sehr dünne Hinterrand des Gastrulamundes gerade an der Stelle liegt, wo der Hinterrand des Blastoderms an den Dotter grenzt. Die Furchungshöhle ist jetzt ganz nach vorn gerückt, dabei hat sie sich in eine linke und rechte Hälfte getheilt, von welchen die eine auf der einen Seite und die andere auf der anderen Seite ganz am lateralen Rande des Blastoderms gelagert ist. Denn als solche glaube ich wohl die Höhlen betrachten zu müssen, die jederseits lateralwärts im vorderen Theil des Blastoderms angetroffen und welche oben durch die Blastodermzellen und unten durch den Dotter begrenzt sind, wie Taf. II Fig. 3 verdeutlichen möge. Bei einem anderen Blastoderm gleichen Alters war die Furchungshöhle als ein einheitlicher Hohlraum in der vorderen Partie des Blastoderms fortbestehen geblieben, während sie sich bei einem dritten wieder in zwei getheilt hat, sie scheint also bei ihrer Rückbildung großen Variationen zu unterliegen. Das Blastoderm selbst ist in diesem Entwicklungsstadium hinten sehr dick und vorn überaus dünn. Dass an dem dickeren Ende sich der Embryo bildet, hat bereits Balfour (1) nachgewiesen.

In dem jetzt folgenden Entwicklungsstadium verwandelt sich der ursprünglich runde Gastrulamund oder primitive Urmund, wie man ihn auch nennen kann, in eine lange, schmale Spalte, deren Längsdurchmesser parallel mit dem Querdurchmesser des Blastoderms verläuft. Die Gastrulahöhle oder primitive Urdarmhöhle, welche im vorhergehenden Stadium ganz am hinteren Ende des Blastoderms lag, ist jetzt mehr unter dasselbe gerückt, wie Taf. II Fig. 4 ein Längsschnitt durch das in Rede stehende Stadium zeigt, und wird jetzt oben, vorn und von den Seiten durch die Keimhautzellen, ventralwärts und hinten durch den Dotter begrenzt. Gleichzeitig verdickt sich die vordere Lippe des primitiven Urmundes sehr beträchtlich, wobei es wohl kaum erwähnt zu werden braucht, dass

dieselbe dem dorsalen Urmundrande und die hintere Lippe des primitiven Selachierurmundes der ventralen Urmundlippe von Amphioxus entspricht. Von der Furchungshöhle war schon in diesem Stadium mit Bestimmtheit nichts mehr zu finden. Die Keimhautzellen zeigen in ihren oberen und in ihren unteren Schichten noch fast dasselbe Bild wie beim vorher beschriebenen Embryo, sie haben aber an Zahl beträchtlich zugenommen durch fortwährende Bildung neuer Zellen aus den Dotterkernen.

In dem folgenden Entwicklungsstadium schließt sich der Gastrulamund wieder vollständig und aus den verlötheten Lippen desselben entsteht der embryonale Rand (embryonic rim: Balfour). Die hohe morphologische Bedeutung dieses Randes springt also unmittelbar in das Auge, und wie aus früheren Untersuchungen längst bekannt ist, bildet er die erste Anlage des Embryo. Indem die vordere Urmundlippe bedeutend dicker als die hintere ist, so folgt daraus, dass sie den größten Antheil an der Bildung des genannten Randes hat, denn die hintere Lippe des Urmundes liegt, wie gesagt, gerade an der Stelle, wo das Blastoderm an den Dotter grenzt, ja es ist selbst sehr wahrscheinlich, dass die vordere Lippe allein den embryonalen Rand bildet, denn es ist nicht möglich zu bestimmen, ob die an der hinteren Lippe hier und dort vereinzelt liegenden Kerne Dotterkerne oder Furchungskerne sind, und die Entscheidung ist um so schwieriger, als fortwährend neue Furchungskerne aus den Dotterkernen entstehen. Die Behauptung Balfour's (1) »the embryonic rim is a very important structure, since its represents the dorsal portion of the lip of the blastopore of Amphioxus« findet demnach in dem Gastrulationsprocess von *Acanthias* vollauf Bestätigung.

Die primitive Urdarmhöhle bildet jetzt eine eingeschlossene Höhle, welche dorsal-, lateral- und vorwärts durch Blastodermzellen, hinten und unten durch den Dotter begrenzt wird, sie liegt jetzt noch ganz am hinteren Ende des Blastoderms resp. am hinteren Ende des späteren Embryo und dehnt sich axialwärts unter dem hinteren Drittel des Blastoderms aus (s. Taf. II Fig. 5, einen axialen Längsschnitt durch genanntes Stadium). Die Bildung neuer Furchungszellen aus den Dotterkernen geht immer noch fort, sowohl an den Rändern des Blastoderms wie am Boden der Gastrulahöhle. Die Blastodermzellen selbst haben noch wenig Veränderungen erfahren, sie sind alle noch strotzend mit Dotterkügelchen gefüllt. Die der obersten Schicht fangen an, hier und da eine mehr oder weniger

kegelförmige Gestalt anzunehmen, die Basen dieser Kegel sind nach außen resp. oben, die Spitzen nach innen (unten) gekehrt, und es ist kaum zweifelhaft, dass sie die Anlage des künftigen Epiblast bilden, aber es ist nicht möglich mit einiger Bestimmtheit zu sagen, welchen Antheil die darunter gelegenen Zellen noch an der Bildung des oberen Keimblattes nehmen, denn überall drängen diese sich zwischen die aus einander weichenden spitzen Enden der kegelförmigen Zellen der oberen Schicht ein; die tieferen Zellen der unteren Schicht zeigen noch alle Kugelgestalt.

In dem nächstfolgenden Entwicklungsstadium rückt die blindgeschlossene Gastrulahöhle, welche bis jetzt unter dem hinteren Ende des Blastoderms lag, indem sie sich gleichzeitig nach allen Dimensionen beträchtlich ausdehnt, zwischen Blastoderm und Dotter immer mehr nach vorn und nimmt jetzt die ganze mediale Partie unter dem Blastoderm ein (s. Taf. II Fig. 6, ein Längsschnitt durch dies Entwicklungsstadium). In dieser Periode der Entwicklung ist die Gastrulahöhle von allen Autoren, die sich mit den jüngsten Entwicklungsstadien von Haifischembryonen beschäftigt haben, gesehen und abgebildet, so von Balfour (1), Rückert (60), Swaen (66, 67), Ziegler (73) u. A., in ihrer Bedeutung ward sie aber verkannt, denn sie wird bis jetzt immer als »Furchungshöhle« bezeichnet, was sie, wie wir jetzt gesehen haben, ganz bestimmt nicht ist.

Ob Balfour die wahre Furchungshöhle schon gesehen hat, ist mit Bestimmtheit nicht zu sagen. Am Schlusse des Furchungsprocesses, wenn das Blastoderm asymmetrisch, indem das eine Ende dicker (the embryonic end), das andere dünner (the non-embryonic end) geworden ist, beschreibt er das Auftreten einer Höhle, welche er geneigt ist für die Furchungshöhle zu halten. Er sagt darüber Folgendes: »There very soon appears in it (the blastoderm) a cavity, the well known segmentation cavity, or cavity of von Baer, which arises as a small space in the midst of the blastoderm, near its non-embryonic end. This condition of the segmentation cavity, has nevertheless been met with in one case only. The circumstance of my having so rarely met with this condition is the more stricking because I have cut sections of a considerable number of blastoderms in the hope of encountering specimens similar to the one figured, and it can only be explained on one of the two following hypotheses. Either the stage is very transitory, and has therefore escaped my notice except in the one instance; or else the cavity present in this instance is not the true segmentation cavity, but merely some abnormale

structure. The position of the cavity in question, and its general appearance, incline me to the view that it is the segmentation cavity. If this is the true view of its nature the fact should be noted that at first its floor is formed by the lower layer cells and not by the yolk, and that its roof is constituted by both the lower layer cells and the epiblast cells. The relations of the floor undergo considerable modifications in the course of development.«

Gerade aber der Umstand, dass bei der von Balfour beschriebenen Höhle, welche er geneigt ist als »Furchungshöhle« zu betrachten, der Boden nicht durch den Dotter, sondern durch eine Schicht von unteren Zellen (lower layer cells: Balfour) gebildet wird, während bei der von mir als »Furchungshöhle« gedeuteten Höhle der Dotter den Boden bildet, lässt es fraglich erscheinen, ob beide Gebilde einander wirklich entsprechen. Es ist indessen möglich, dass Balfour's Furchungshöhle ein jüngeres oder älteres Entwicklungsstadium vorstellt, als das von mir zuerst gesehene, und dass wirklich in jüngeren oder älteren Perioden die Furchungshöhle nicht zwischen Dotter und Keim liegt, sondern als eine Spalte im Keime selbst entsteht. Ist dies der Fall, dann ist es wohl nicht zweifelhaft, dass Balfour bereits die wahre Furchungshöhle beobachtet, dieselbe aber in den späteren Stadien mit der abgeschnürten Gastrulahöhle verwechselt hat.

Die vorläufige Mittheilung von Kastschenko (35) über die Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos enthält keine Abbildungen. Die Beschreibung, welche er von der Furchungshöhle giebt, ist aber sehr bemerkenswerth, er sagt darüber Folgendes: »Die Segmentationshöhle ist bei den Selachiern sehr groß und bei ihrer vollen Entwicklung excentrisch am hinteren Rande der Keimscheibe gelegen. Sie ist durch die letzte nicht vollständig bedeckt und schimmert durch die sie bedeckende dünne Schicht des Nahrungsdotters durch. Eine Öffnung nach außen, welche diese Höhle nach den Angaben einiger Forscher besitzen soll, habe ich nie an den Schnitten finden können. Später verbreitet sich die Keimscheibe weiter nach hinten und bedeckt vollständig das hintere Ende der Segmentationshöhle, wodurch die erstere die charakteristische Form eines Rüssels annimmt. Gerade dieser neugebildete Theil der Keimscheibe, d. h. das hintere rüsselförmige Ende derselben, ist bestimmt zur Bildung des Embryo.« Wie sich die Gastrulahöhle bei den anderen Selachiern verhält, ist also überaus schwierig zu sagen. Es ist möglich, dass der Gastrulationsprocess so schnell verläuft, dass er bis jetzt der

Beobachtung entgangen ist. Aber es ist auch möglich, dass bei Pristiurus, Scyllium und Torpedo, die am meisten untersuchten Selachii, der Urmund nicht mehr zur Anlage kommt, der Gastruladarm von Anfang an eine blindgeschlossene Höhle bildet und dadurch täuschend der Furchungshöhle gleicht. Wie die Furchungshöhle wird die abgeschnürte Gastrulahöhle oben durch die Keimhautzellen und unten durch den Dotter begrenzt. Scheinbar einander sehr ähnlich, besteht dennoch zwischen beiden ein sehr tief einschneidender Unterschied, der für die Frage nach der Herkunft der beiden primären Keimblätter überaus wichtig ist. Denn während bei der Furchungshöhle das Dach aus Zellen besteht, welche den oberen Zellen des Amphibieneies am Ende der Furchung vergleichbar sind, enthält das Dach der abgeschnürten Gastrulahöhle in ihren oberen Schichten die Elemente des oberen und in ihren unteren Schichten die des unteren Keimblattes in sich, was ich wohl nicht weiter zu erörtern brauche, denn die unteren Zellen des Daches der Gastrulahöhle haben sich durch Einstülpung gebildet. Allein die beiden primären Keimblätter haben sich auch jetzt noch so wenig differenzirt, dass es nicht möglich ist, mit einiger Bestimmtheit zu sagen, welcher Antheil den in den oberen Schichten des Daches gelegenen Zellen an der Bildung des oberen Keimblattes und welcher Antheil den in den unteren Schichten des Daches gelegenen Zellen an der Bildung des unteren Keimblattes zukommt, wie wir gleich noch näher sehen werden. Von der primitiven Urdarmhöhle — der Furchungshöhle der Autoren — geht nichts in den Embryo über, denn in den nächstfolgenden Entwicklungsstadien, wenn das Blastoderm den Dotter zu umwachsen anfängt, verschwindet sie allmählich vollständig. Von dem ganzen Blastoderm geht mit Ausnahme des embryonalen Randes ebenfalls nichts in den Embryo über, denn aus seinen Zellen entsteht einfach, unter fortwährender Betheiligung der Dotterkerne, der Epiblast und der Hypoblast des Dottersackes. Der embryonale Rand, dessen morphologische Bedeutung wir so eben näher beleuchtet haben, bildet die Anlage des Embryo, der sich in den nächstfolgenden Entwicklungsstadien aus den Dotterkernen aufzubauen anfängt. An demselben Orte, wo der primitive Urdarm sich geschlossen hat, entsteht in dem folgenden Entwicklungsstadium der Urdarm der Autoren, welcher vielleicht am besten als embryonaler oder sekundärer Urdarm zu bezeichnen ist. Bliebe der primitive Urdarm offen, verschlösse er sich nicht, so würde der sekundäre oder embryonale Urdarm eine unmittelbare Fortsetzung des primitiven Urdarmes sein.

Der Dottersack repräsentirt also den letzten Rest der ursprünglichen Gastrula oder der Archigastrula, die Dottersackhöhle den letzten Rest der ursprünglichen Gastrulahöhle und aus den verlötheten Lippen des ursprünglichen Gastrulamundes (dem embryonalen Rande) entwickelt sich der Embryo, der aus dem Dotter das Material für seine weitere Anlage erhält, indem aus den Dotterkernen fortwährend neue Generationen von Zellen entstehen. —

Überaus schwierig scheint mir die Beantwortung der Frage, welche Bedeutung man dem Dotter beizumessen hat. Dass der Dotter mit seinen sehr zahlreichen Kernen nicht einfach als Hypoblastanlage aufzufassen ist, wie dies von einigen Autoren geschehen, ist wohl nicht zweifelhaft. So z. B. sagt Rückert (60): »Wir dürfen also die Zellmasse des gefurchten Keimes als Ektoblastanlage bezeichnen, die Merocytenschicht nebst dem Dotter als Entoblastanlage«, obgleich er doch auch wieder zugiebt, dass die Merocyten sich ebenfalls am Aufbau des oberen Keimblattes betheiligen. Auch Lwoff (45, 46) fasst das Blastoderm als »Ektodermanlage«, den Dotter mit seinen Kernen als »Entodermanlage« auf. Nach Allem, was ich jetzt selbst über die Entwicklung des Wirbelthierembryo mit meroblastischen Eiern gesehen habe, neige ich mich zu der Ansicht, dass der Dotter mit seinen sehr zahlreichen Kernen das große Material bildet, welches bis in ziemlich späte Entwicklungsstadien dem sich anlegenden Embryo fortwährend neue Zellen abgiebt, die, je nachdem man frühere oder spätere Entwicklungsperioden untersucht, in Funktion und Bedeutung verschieden sind.

Kehren wir nun zu dem oben genannten Entwicklungsstadium zurück. Das Blastoderm, welches ursprünglich hinten dicker und vorn dünner war, ist jetzt umgekehrt vorn dicker und hinten dünner geworden. Wie Rückert (60) bereits nachgewiesen und Ziegler (73) bestätigt hat, hat Balfour (1) auf seiner Taf. III Fig. 3 den vorderen Umfang der Keimscheibe mit dem hinteren verwechselt. Dagegen scheint mir seine Taf. II Fig. 9 vollkommen korrekt, denn der hintere Rand des Blastoderms, an dem sich der Embryo anlegt, ist in jungen Entwicklungsstadien bedeutend dicker als der vordere Rand.

Am hinteren Theil des Blastoderms haben die Zellen der obersten Schicht, die Anlage des Epiblast, jetzt die Gestalt von schmalen Kegeln angenommen, die mit einander alternirend, ein regelmäßiges Zellblatt bilden, welches man von jetzt an denn auch wohl als Epiblast bezeichnen kann; zwischen die schon vorhandenen Zellen

schieben sich aber aus den unteren Schichten immer noch neue ein (s. Taf. II Fig. 7). Weiter nach vorn zu werden die Epiblastzellen niedriger und sind hier auch weniger regelmäßig angeordnet. Die Zellen der mittleren und der unteren Schicht in dem vorderen und mittleren Theil des Blastoderms sind fast alle noch kugelrund und strotzend mit Dotterkügelchen gefüllt, mehr nach hinten dagegen sind in den entsprechenden Zellen die Deutoplasmakügelchen für einen großen Theil schon resorbirt. Hand in Hand damit verlieren sie hier ihre Kugelform und verwandeln sich in mit zahlreichen Ausläufern versehene Zellen, die wie Amöben aussehen und vermittels dieser Ausläufer wahrscheinlich ihre Ortsbewegungen vollziehen. Am meisten interessirt uns aber der embryonale Rand. Auf Taf. II Fig. 7 ist ein Theil eines axialen Längsschnittes abgebildet, welcher gesagten Rand vorstellt, derselbe steht, wie man sieht, etwas auf und zeigt eine sehr flache Einbuchtung, die mehr lateralwärts allmählich verschwindet. Diese Einbuchtung oder Einstülpung bildet nun die erste Anlage des sekundären oder embryonalen Urdarmes. Am gesagten Rand liegen die Zellen dicht an einander gefügt, die der obersten Schicht (des Epiblast) gehen hier unmittelbar in die der unteren Schicht (des Hypoblast) über, mit dem sie eine Art von Palissadengewebe formiren. Ventralwärts hängt der embryonale Rand innig mit dem Dotter zusammen. Diese Stelle ist von der höchsten Bedeutung, denn hier findet in der folgenden Entwicklungsperiode in dem Dotter eine ungemein rege Bildung neuer Zellen aus den Dotterkernen statt. Ich will diese Stelle, welche dem blindgeschlossenen Vorderende des späteren embryonalen Urdarmes entspricht, einfach die Verwachsungsstelle nennen, dieselbe ist, wie wir gesehen haben, entstanden aus der Verlöthung der sehr dicken vorderen Lippe mit der auf der Grenze von Blastoderm und Dotter gelegenen sehr dünnen hinteren Lippe des Gastrulamundes.

Bei dem oben beschriebenen Embryo sind die Zellen des oberen Keimblattes durch einen ziemlich großen Zwischenraum von denen der unteren Zellschicht getrennt; dieser Raum ist hier wahrscheinlich künstlich entstanden, denn auf axialen Längsschnitten durch einen anderen Embryo gleichen Alters erscheint dieser Raum als ein sehr enger Spalt.

In dem nächst älteren Entwicklungsstadium wird die Anlage des Embryo deutlicher sichtbar und Hand in Hand damit legt sich der embryonale Urdarm weiter an. Axiale Längsschnitte durch solche Embryonen zeigen Bilder, wie sie von Ziegler (73), von Balfour (1),

von Rückert (60) u. A. beschrieben und abgebildet sind, allein was diese Autoren als Furchungshöhle bezeichneten, ist, wie wir gesehen haben, nicht diese, sondern die abgeschnürte Gastrulahöhle. Schon Balfour (1) hat nachgewiesen, dass der embryonale Urdarm (Mesenteron Balfour) am embryonalen Rande entsteht, er hat weiter die Bedeutung, welche die Dotterkerne dabei spielen, in klarer Weise festgestellt und den ganzen Process als eine »Pseudoinvagination« bezeichnet, und Rückert (60) hat nachher seine Angaben in so weit bestätigt, als er die Bildung der Urdarmrinne ebenfalls als eine Pseudoinvagination bezeichnete, er lässt aber den Hypoblast vom gesammten Rande aus entstehen und fasst den ganzen Rand als Properistoma auf, was Balfour Haeckel (16) gegenüber ausdrücklich bestreitet. Rabl (56), Ziegler (73) und Kastschenko (35) dagegen bezeichnen die Anlage des embryonalen Urdarmes als eine wahre Invagination, als eine wirkliche Gastrulation, was sie, wie wir gesehen haben, thatsächlich nicht ist, denn das Gastrulastadium ist jetzt schon längst vorbei. Auf Taf. II Fig. 8 habe ich von einem Embryo, der etwa dem Stadium *A* von Balfour entspricht und bei dem sich der embryonale Urdarm schon deutlich angelegt hat, den hinteren Theil eines axialen Längsschnittes abgebildet. Das obere Keimblatt besteht aus schmalen, ziemlich langen, kegelförmigen Zellen, regelmäßig an einander gefügt, die an dem embryonalen Rand mehr eine polygonale Gestalt annehmen und sich dann unmittelbar in das untere Keimblatt fortsetzen. Letztgenanntes ist mehrere Reihen dick und besteht aus mosaikartig an einander gefügten Zellen. Eine deutliche, aber sehr schmale Spalte trennt die beiden primären Keimblätter von einander. Sowohl die Zellen des oberen wie die des unteren Keimblattes enthalten immer noch zahlreiche Dotterkörnchen, beide Zellarten zeigen nur wenige Mitosen. Am interessantesten sind die Verhältnisse an dem blindgeschlossenen Ende des embryonalen Urdarmes, dort, wo das untere Keimblatt auf den Dotter sich umschlägt (an der Verwachsungsstelle), denn hier spielen sich die für die Anlage des Embryo wichtigsten Processe ab. Noch in seiner letzten Arbeit sagt Ziegler (75) über die Dotterkerne Folgendes: »Mag die Frage nach der Herkunft der Dotterkerne (Meganuclei Ziegler) sich so oder so entscheiden, dies dürfte jetzt (wenigstens für Torpedo) feststehen, dass sie vom Zeitpunkt des Beginns der Gastrulation an nicht mehr an dem Aufbau der Keimblätter theilnehmen.« Abgesehen von dem Umstand, dass Ziegler die Gastrulation beim Selachierembryo unbekannt geblieben

ist und er als diesen Process etwas beschrieben hat, was, wie wir jetzt gesehen haben, keine Gastrulation ist, ist es nicht schwierig bei Acanthias den Beweis zu liefern, dass jene Behauptung: »bei den Selachiern finde nach Beendigung der Furchung von den Dotterkernen aus keine Zellbildung mehr statt« (Nr. 75 pag. 10), unrichtig ist.

In allen in dieser Arbeit vorher beschriebenen Entwicklungsstadien habe ich nach mitotisch sich theilenden Dotterkernen eifrig gesucht, aber mit Bestimmtheit keine gefunden, die zahlreichen, dicht auf einander gedrängten Dotterkügelchen des Nahrungsdotters erschweren aber die Untersuchung so sehr, dass es möglich ist, hier und dort komme eine vor, die mir entgangen ist. Wenn ich also die indirekte Theilung der Dotterkerne in den genannten Entwicklungsstadien nicht ganz in Abrede stellen will, so muss ich sie doch als selten bezeichnen. In dem jetzigen Entwicklungsstadium, wenn der Embryo sich anzulegen anfängt, ändert sich nun Alles wie mit einem Schlag. »Besonders unter der Verwachsungsstelle, aber auch weiter nach dem vorderen Rande der Keimhaut zu, hat der Dotter sich stark verflüssigt und in diesem verflüssigten Dotter wimmelt es nun von mitotisch sich theilenden Kernen. Schnitte, in welchen man 25—30 sich theilenden Dotterkernen begegnet, sind keine Seltenheit. Damit ist denn auch der Beweis geliefert, dass die Dotterkerne sich auch in den späteren Stadien als vollkommen normale Zellkerne erweisen, dass sie wie jeder andere mitotisch sich theilende Zellkern neuen, ganz normalen Zellkernen den Ursprung geben, dass sie sich in überaus reger Weise an der Bildung der Keimblätter und an den Geweben des Embryo morphologisch betheiligen und keine Anzeichen der Degeneration sind. Die neu gebildeten Zellen scheinen bei ihrer Entstehung noch indifferenter Natur zu sein, und erst, nachdem sie sich gebildet haben, bestimmte Charaktere anzunehmen, um sich dann einem der beiden primären Keimblätter einzureihen. Denn nur in dem eben angelegten Embryo haben sich die Zellen als zwei scharf begrenzte Zellblätter, als die beiden primären Keimblätter differenzirt. An dem blindgeschlossenen Ende des embryonalen Urdarmes, an dem Umschlagsrande des unteren Keimblattes auf den Dotter (an der Verwachsungsstelle), besitzen die Zellen noch keinen epithelialen Charakter, sondern sie zeigen sich hier als Zellen von noch ganz indifferentem Aussehen, theils rundlich von Form, theils spindel- oder sternförmig von Gestalt und dann eine Art Netzwerk bildend, und aus diesen indifferenten Zellen nimmt das obere Keimblatt neue Elemente in sich auf und baut sich das

untere weiter. Der embryonale Urdarm bildet sich also nicht durch Einstülpung, sondern, indem er an der Verwachsungsstelle fortwährend neue Generationen von Zellen aus den Dotterkernen in sich aufnimmt, wächst er durch Apposition nach hinten weiter. Die ungleichmäßige Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm, auf welche Balfour schon hingewiesen hat, wird uns jetzt begreiflich, denn während sie nach vorn und nach den Seiten zu schnell fortschreitet, kann sie nach hinten zu viel weniger rasch folgen, da hier der Embryo sich anlegt.

Die Gastrulahöhle beginnt sich jetzt allmählich mit Zellen auszufüllen, die sehr verschieden an Größe und überaus wechselnd an Form sind. In den oberen Schichten sind sie mehr spindel- und sternförmig, oft mit langen Protoplasmafortsätzen versehen und verhältnismäßig arm an Dotterkügelchen, in den unteren Schichten dagegen findet man größere Zellen, die fast alle noch Kugelgestalt besitzen und mit zahlreichen großen Dotterkügelchen strotzend gefüllt sind. Denn nicht allein an der Verwachsungsstelle, sondern unter dem ganzen Blastoderm sowohl am Boden der Gastrulahöhle, wie an den Seitenwänden und am Vorderrande des Blastoderms findet eine fortwährende Bildung neuer Zellen aus den Dotterkernen statt, an jeder Stelle findet man mitotisch sich theilende Dotterkerne, selbst bis ganz am Vorderrande, der in diesem Entwicklungsstadium wieder bedeutend dünner geworden und jetzt nur zwei bis drei Schichten hoch ist, doch sind die Mitosen an den genannten Stellen weit weniger zahlreich als unter der Embryonalanlage. Neben Zellen, die auf mitotischem Wege aus den Dotterkernen entstehen, bilden sich an jeder Stelle des Blastoderms aus diesen Kernen neue Zellen auf amitotischem Wege, wie Taf. II Fig. 9, ein Theil eines Längsschnittes durch ein Blastoderm resp. einen Embryo von gleichem Entwicklungsalter, zeigt. Direkte und indirekte Theilungen der Dotterkerne verlaufen also neben einander, beide führen zur Bildung neuer Generationen von Zellen, die sich an dem weiteren Aufbau der Keimblätter resp. des Embryo und des Dottersackes betheiligen. Daraus scheint mir denn auch zu folgen, dass Kerne, welche durch amitotische Theilungen entstanden sind, sich weiterhin wieder mitotisch theilen können, denn die Zellen des Embryo zeigen, so weit ich finde, keine direkten Theilungen, und es ist doch nicht anzunehmen, dass die Zellen, welche in so überaus großer Zahl auf dem Wege der amitotischen Theilung entstanden sind, im Embryo nicht mehr theilungsfähig sein sollten. Welches das weitere Schicksal

dieser beiden Zellenarten sei, lässt sich nicht mit Sicherheit sagen. Es ist möglich, dass die Geschlechtszellen nur aus mitotisch sich theilenden Kernen entstehen und die somatischen Zellen sowohl durch direkte als durch indirekte Kerntheilung sich vermehren, aber dies ist einfach eine bloße Meinung, weiter nichts. So viel ist sicher, dass die Verhältnisse viel komplicirter sind, als man gewöhnlich geneigt ist anzunehmen, denn dass die Dotterkerne sich in überaus großer Zahl an dem weiteren Aufbau des Embryo betheiligen, kann wohl nicht zweifelhaft sein, nun wir gesehen haben, dass sie fortfahren, auch in den späteren Entwicklungsstadien sich zu Hunderten und Hunderten mitotisch zu theilen. Die neu entstandenen Zellen scheinen, wie schon gesagt, bei ihrer Entstehung noch von ganz indifferenter Natur zu sein, und erst, nachdem sie sich angelegt haben, bestimmte Charaktere anzunehmen, um sich dann einem der beiden primären Keimblätter einzureihen. Zu dieser Annahme wird man wohl gezwungen, wenn man den Umwachsungsprocess des Dotters durch das Blastoderm verfolgt, man sieht dann, dass am Rande desselben sich aus einem Theil der neu gebildeten Zellen der Epiblast, und aus einem anderen Theil dieser Zellen sich der Hypoblast des künftigen Dottersackes weiter aufbaut. Zu dieser Annahme zwingt uns weiter der Umstand, dass an der Verwachsungsstelle aus den dort aus den Dotterkernen entstandenen neuen Generationen von Zellen nicht allein der Hypoblast des Embryo sich weiter anlegt, sondern auch der Epiblast neue Elemente in sich aufnimmt.

Überaus wichtig für die in Rede stehende Frage sind ferner die höchst merkwürdigen Verwandlungen, welche der Dottersackhypoblast unterhalb der Arteria omphalo-mesenterica und unterhalb der Randarterie in bestimmten Entwicklungsstadien zeigt, wie ich dies schon früher beschrieben habe (31). Der Hypoblast, welcher nämlich bei jungen Embryonen nur aus einer einzigen Schicht Zellen besteht, die hier mehr spindelförmig sind, dort mehr die Gestalt von breiten aber niedrigen Cylindern besitzen, verliert in den Perioden, in welchen sich die genannten Gefäße anzulegen anfangen, zum Theil vollständig seinen epithelialen Charakter und verwandelt sich in ein Gewebe, das durchaus dem sogenannten retikulären oder adenoiden Bindegewebe gleicht und das ich als Hämenchymgewebe bezeichnet habe, um so viel wie möglich das Wort »Bindegewebe« zu vermeiden. Aus diesem Hämenchymgewebe entwickelt sich Blut und die Endothelien der genannten Gefäße. Bei diesem Process bildet sich der Hypoblast, welcher in jungen Entwicklungsstadien

eine einschichtige, ganz dünne Zellenlage ist, in eine mächtige, hier und da bis über 80 μ dicke Schicht um. Diese Schicht kann nur auf zweierlei Weise entstehen, entweder durch eine überaus starke Proliferation der Zellen des Dottersackhypoblasts oder durch eine sehr rege Neubildung von Zellen aus den Dotterkernen. Wäre Ersteres der Fall, dann müsste auch der Dottersackhypoblast an dieser Stelle sehr zahlreiche Mitosen zeigen, das ist aber nicht der Fall; im Gegentheil, man begegnet ihnen nur verhältnismäßig selten, so dass also nur die andere Möglichkeit übrig bleibt, dass sie aus den Dotterkernen ihren Ursprung nehmen. Man sieht dann auch, dass von den Basen der nach dem Dotter zugekehrten Zellenreihe dieser mächtigen Schicht zahlreiche, äußerst zarte Protoplasmafortsätze zugehen, die ebenfalls mit einander ein Netzwerk formiren, in dessen Maschen die größeren Dotterschollen abgelagert sind, während hier und da in den Knotenpunkten dieses Netzwerkes die freien Kerne des Nahrungsdotters resp. ihre Fragmente, von einem zarten Protoplasmamantel umhüllt, gelegen sind, und in gleichem Maße, als der Hypoblast Blutkörperchen producirt, ergänzt er sich durch Bildung neuer Zellen aus Fragmenten der Dotterkerne.

Schließlich will ich noch einen axialen Längsschnitt beschreiben, welcher einem Entwicklungsstadium entstammt, das um etwas älter ist als Balfour's Stadium *A*. Am hinteren embryonalen Theil des Blastoderms, in dem angelegten Embryo, ist der Epiblast 40—44 μ hoch, er besteht aus schmalen cylindrischen oder mit einander alternirenden kegelförmigen Zellen, die in ihren mittleren und unteren Partien noch reichlich mit Dotterkörnchen gefüllt sind, während dagegen das Protoplasma in ihren oberen Theilen schon mehr eine feinkörnige Beschaffenheit zeigt. Die Kerne dieser Zellen sind länglich-oval, 12 μ lang und 6 μ breit. Nach vorn, gegen den nicht embryonalen Theil des Blastoderms, werden die Epiblastzellen niedriger, sie sind hier nur 15—18 μ hoch und noch weiter nach vorn zu werden sie noch bedeutend niedriger. Am embryonalen Rand setzt sich der Epiblast unmittelbar in den Hypoblast fort, letzterer ist 74—80 μ dick und besteht aus in mehreren Reihen gelagerten polygonalen Zellen, die ebenfalls noch sehr viele Dotterkörnchen enthalten; ihre Kerne sind mehr rundlich, mit einem Durchmesser von 10 μ, sie färben sich viel weniger intensiv als die des oberen Keimblattes.

An der Verwachsungsstelle verliert der Hypoblast seinen epithelialen Charakter, ähnlich wie dies beim vorhergehenden Embryo

beschrieben ist, der Dotter ist hier überaus reich an sich mitotisch theilenden Kernen, die bis ziemlich tief in ihm gefunden werden, selbst bis zu einer Tiefe von 0,4 mm unterhalb dem Blastoderm. Der embryonale Urdarm hat bei diesem Embryo eine Länge von 0,35 mm, der longitudinale Durchmesser der Gastrulahöhle misst 1,5—1,8 mm. Sie scheint jetzt ihre größte Ausdehnung erreicht zu haben, denn in den nächstfolgenden Entwicklungsstadien verschwindet sie, Hand in Hand mit der sehr schnellen Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm, allmählich wieder vollständig.

Der oben beschriebene Gastrulationsprocess bei Acanthias ist, wie gesagt, bis jetzt noch bei keinem anderen Selachier beobachtet. Ob dies seinen Grund darin hat, dass der Process so schnell verläuft, dass er dadurch allen früheren Beobachtern entgangen ist, oder bei anderen Selachiern nicht mehr in so deutlicher Form auftritt, ist vor der Hand nicht zu sagen. Für die erstgenannte Ansicht spricht der Umstand, dass unter den hunderten Acanthiasweibchen, welche ich in den letzten Jahren auf ihre Eier und auf ihre Embryonen untersucht habe, das Gastrulastadium mir früher niemals unter die Augen gekommen ist, daraus scheint mir denn auch hervorzugehen, dass die ersten Entwicklungsphasen schnell auf einander folgen und dass das genannte Stadium überaus kurz dauert. Rückert (60) hat in seiner Fig. 3 einen Medianschnitt durch eine Keimscheibe von *Pristiurus* abgebildet. Zwischen Dotter und Keim ist in diesem Stadium ein Hohlraum (*B*) entstanden und zwar, wie er beschreibt, am ausgeprägtesten im Bereich der späteren Embryonalanlage, hier hat er die Masse der Furchungskugeln bis auf eine aus wenigen Zellreihen bestehende Schicht, welche sein Dach bildet, verdrängt, während er nach vorn als allmählich enger werdender Spalt sich zwischen dem Dotter und der noch kompakten Morula verliert. Es kommt mir sehr wahrscheinlich vor, dass dieser Hohlraum, welchen Rückert als »Blastulahöhle« bezeichnet und welcher im Bereich der späteren Embryonalanlage — also am hinteren Rande des Blastoderms — am ausgeprägtesten sich zeigt, die Gastrulahöhle ist, aber es lässt sich natürlich nicht entscheiden, ob dieser Hohlraum durch Verschluss der Lippen eines Urmundes entstanden ist, oder von Anfang an eine ringsgeschlossene Höhle bildete, indem es hier nicht mehr zur Anlage eines Urmundes kommt. In seiner Lage entspricht gesagter Hohlraum bei *Pristiurus* genau der eben abgeschnürten Gastrulahöhle bei *Acanthias*. So viel ist sicher, dass bei den Selachiern, wenigstens bei *Acanthias*, eine wirkliche Gastrula-

einstülpung vorkommt und dass dieser Gastrulationsprocess in ganz anderer Weise verläuft als man bis jetzt annahm. Auf die Untersuchungen von Rückert (60), Ziegler (73), Rabl (56), Kollmann (38), Swaen (66, 67) u. A., so weit diese Forscher versucht haben, den in Rede stehenden Process bei den Selachiern mit der Gastrulation bei Amphioxus, den Cyclostomen und den Amphibien in Einklang zu bringen, brauche ich denn auch nicht weiter einzugehen aus dem einfachen Grunde, weil allen diesen Untersuchern das wirkliche Gastrulastadium — die Einstülpungsgastrula — unbekannt geblieben ist und sie als einen Gastrulationsvorgang beschrieben haben, der es nicht ist.

Balfour (1) hat bekanntlich zuerst nachgewiesen, dass der embryonale Rand ein sehr wichtiges Gebilde ist, indem er den dorsalen Theil der Blastoporuslippe von Amphioxus repräsentirt und dass der Raum zwischen ihm und dem Dotter die Anlage des embryonalen Urdarmes (Mesenteron: Balfour) darstellt, dessen dorsale Wandung durch den Hypoblast an der unteren Seite der Lippe gebildet wird. Die Höhlung unter der Lippe — so sagt er — vergrößert sich rasch, indem beständig neue Zellen der unteren Schicht sich längs einer axialen Linie, welche von der Mitte des Embryonalrandes gegen das Centrum des Blastoderms verläuft, in cylinderförmige Hypoblastzellen umwandeln. Die fortschreitende Differenzirung des Hypoblast gegen das Centrum des Blastoderms hin entspricht nach ihm der Einstülpung bei Amphioxus und der ganze Process wird als »Pseudoinvagination« bezeichnet.

Aber auch als »Pseudoinvagination« kann meiner Meinung nach die Bildung des embryonalen Urdarmes (Mesenteron: Balfour) nicht aufgefasst werden, nun wir gesehen haben, dass bei Selachiern eine wahre Gastrulaeinstülpung vorkommt, welche der bei Amphioxus und den Amphibien vollständig entspricht. Die embryonale Urdarmhöhle vergrößert sich nicht, »by the continuous conversion of lower layer cells into hypoblast along a line leading towards the centrum of the blastoderm«, sondern dadurch, dass sie an der Verwachsungsstelle fortwährend neue Generationen von Zellen aus den Dotterkernen in sich aufnimmt, mit anderen Worten, der embryonale Urdarm wächst hier durch Apposition weiter.

Schließlich will ich noch erwähnen, dass nach dem letzten Arbeiter über Selachierentwicklung, P. Samassa (64), die Gastrulation und das Gastrulastadium bei den Selachiern (Scyllium, Pristiurus)

fehlen; in Folge der großen Dottermenge sei dasselbe durch Cenogenese unterdrückt.

Seit Jahren vertritt H. E. Ziegler (75) die Ansicht, dass die großen Kerne im Dotter der Teleostei und Selachii sich von der Zeit der Beendigung der Furchung ab in keiner Weise mehr morphologisch an der Embryonalentwicklung betheiligen, d. h. keinen Zellen den Ursprung geben, welche mit den Keimblättern zur Bildung von Geweben und Organen zusammentreten. Trotz mannigfacher Widersprüche hält er diese Behauptung für die Teleostier und Selachier voll und ganz aufrecht; er glaubt sogar, dass ein entsprechender Satz für alle meroblastischen Wirbelthiere Gültigkeit hat. Die Frage ist von sehr großer Bedeutung, denn mit Recht sagt Ziegler, dass diejenigen Forscher, welche behaupten, dass durch amitotische Theilung der Dotterkerne (Periblastkerne oder Meganuclei: Ziegler, Merocyten: Rückert) Blastodermzellen entstünden, sich dadurch auch zu der Lehre bekennen, dass Kerne, welche durch amitotische Theilung entstanden sind, sich weiterhin mitotisch theilen könnten.

In einer früheren Arbeit habe ich die Ansicht vertreten (24), dass die Plasmaschicht des Nahrungsdotters, welche bei den Knochenfischen die freien Kerne enthält, die Werkstätte sei, welche die Bestandtheile des Nahrungsdotters assimilirt, um sie den Zellen des Keimes und dem aus demselben entstehenden Embryo in geeigneter Form zuzuführen, mit anderen Worten, dass die an Kernen reiche Protoplasmaschicht des Nahrungsdotters als provisorisches Blut funktionirt. Fortgesetzte Untersuchungen sowohl an Knochenfischen wie an Vögeln, Reptilien und Knorpelfischen haben mich aber belehrt (27, 28, 29), dass diese Ansicht nicht haltbar ist, und dass die Dotterkerne sich nicht indirekt, sondern wirklich direkt an dem weiteren Aufbau der Keimblätter und des Embryo betheiligen. Besonders lehrreich sind auch hier wieder die Acanthias-Embryonen, denn bei ihnen lässt sich die direkte Theilnahme der Dotterkerne an dem weiteren Aufbau des Embryo am deutlichsten verfolgen, wie dies auch schon früher von Balfour für andere Selachier (1) angegeben ist. Bis auf den heutigen Augenblick blieb aber die Meinungsdifferenz über die Bedeutung der Dotterkerne fortbestehen. Die meisten Forscher, wie A. Schulz (65), Swaen (66, 67), Lwoff (46) u. A. nehmen ebenfalls eine lebhafte Betheiligung der Dotterkerne an der Keimblattbildung an. Rückert (60, 61, 62) war früher von derselben Meinung, wie aus mehreren seiner Schriften hervorgeht. »Man erkennt — so schreibt er in seiner ältesten Abhandlung (60)

— deutlich, dass das untere Keimblatt dadurch zu Stande kommt, dass zahlreiche von den Dotterkernen (Merocyten: Rückert) aus gebildete Zellen sich vom Dotter ablösen und in den Binnenraum der Keimhöhle gelangen.« Später aber hat er diese Ansicht fallen lassen, veranlasst durch neue Untersuchungen über den Ursprung dieser Kerne. »Nachdem — so schreibt er jetzt — von mir der Beweis erbracht war, dass die Merocytenkerne nicht von Furchungskernen abstammen, musste die von einem Theil der Autoren und auch von mir selbst bis dahin vertretene Ansicht, dass diese Gebilde sich am Aufbau des Embryo betheiligen, aus allgemeinen Gründen als höchst unwahrscheinlich bezeichnet werden.« [Rückert (63).] Rabl (56) hat sich über die Bedeutung der Merocyten nicht ausgesprochen und Ziegler's Standpunkt in dieser sehr wichtigen aber auch schwierig zu beantwortenden Frage ist oben schon erörtert.

Es ist möglich, dass ein Theil der Dotterkerne unter eigenartigen physiologischen Bedingungen lebt und in Anpassung an eine specielle Funktion sehr merkwürdige Veränderungen erfährt, welche schließlich die Degeneration der Kerne zur Folge haben, ich weiß jedoch nicht, wie man das bestreiten oder beweisen soll; dass alle diese Kerne aber von der Zeit der Beendigung der Furchung ab in keiner Weise mehr morphologisch an der Embryonalentwicklung Theil nehmen, wie Ziegler (75) annimmt, wird meiner Meinung nach am besten durch die Thatsache widerlegt, dass sie auch noch in viel späteren Perioden der Embryonalanlage fortfahren sich mitotisch zu theilen; ob das von allen oder nur von einem Theil derselben gilt, kann ich natürlich nicht sagen. Nicht weniger interessant als die mitotischen Theilungen selbst, sind die Perioden der Embryonalentwicklung, in welchen dieselben vorzugsweise auftreten. Um nicht missverstanden zu werden, wiederhole ich nochmals, dass ich aus Mangel an dem nöthigen Material den Furchungsprocess nicht studirt habe und dass meine Untersuchungen erst mit dem Stadium anfangen, welches man als das Endstadium der Furchung bezeichnen kann, in welchem sich eine deutliche Furchungshöhle gebildet hat. Von diesem Zeitpunkt an, bis zu dem, in welchem sich der Embryo zu entwickeln anfängt, habe ich mit Bestimmtheit keine mitotisch, sondern nur amitotisch sich theilende Dotterkerne gefunden, erst dann, wenn der Embryo sich anzulegen beginnt, treten sie wieder auf und zwar in überaus großer Zahl. Nun haben wir gesehen, dass von der ganzen Gastrula, mit Ausnahme der verlötheten Urmundlippen nichts in den Embryo übergeht, sondern dass sie das Zellenmaterial darstellt,

aus dem sich der Dottersack anlegt. Auf das Gastrulastadium folgt eine Periode, in welcher das Blastoderm einfach an Umfang zunimmt und erst dann beginnt sich an den verlötheten Urmundlippen — am embryonalen Rande — der Embryo anzulegen und gerade mit diesem Stadium kehrt die mitotische Theilung der Dotterkerne wieder und zwar in überaus reger Weise. Neben der Neubildung von Zellen aus mitotisch sich theilenden Dotterkernen entstehen dann Zellen aus amitotisch sich theilenden Dotterkernen, beide Processe verlaufen neben einander. Die Thatsache jedoch, dass die Mitosen der Dotterkerne, nachdem sie eine Zeit lang, nämlich von dem Ende der Furchung an, bis zu der Anlage des Embryo sistirten, auf einmal wieder in voller Kraft auftreten, beweist wohl die allgemein erkannte hohe Bedeutung der Mitosen bei der Produktion dauernder Gewebe. Der Behauptung Ziegler's (74) jedoch, dass amitotische Theilung nie eine regeneratorische Bedeutung hat, und dass eine Zelle, an der oder an deren Kern dieser Vorgang geschehen sei, entweder selbst oder in ihren nächsten Nachkommen dem Untergang entgegen geht, und also nicht mehr der Regeneration dienen kann, oder wie vom Rath (58, 59) sich ausspricht, »dass einer Zelle, die einmal direkte Kerntheilung erfahren hat, damit ihr Todesurtheil gesprochen sei, sie könne sich zwar dann noch einige Male direkt theilen, gehe aber bald unfehlbar zu Grunde: kann ich aus oben angeführtem Grunde nicht beipflichten. — Für den jetzigen Standpunkt unserer Kenntnis über amitotische und mitotische Kerntheilung verweise ich einfach auf die vortrefflichen Abhandlungen Flemming's (9, 10).

II. Die Anlage des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis.

Die früheste Entwicklungsgeschichte des mittleren Keimblattes ist mir unbekannt geblieben. Zwischen dem letztbeschriebenen Stadium, welches etwas älter war als das Stadium *A* Balfour's, in welchem der Mesoblast noch nicht als selbständiges Keimblatt zu erkennen ist, und dem jetzt zu beschreibenden, welches dem Stadium *B* von Balfour entspricht und nach Rabl (56) als das Höhestadium der Mesoblastbildung bezeichnet werden kann, fehlen mir die Zwischenstufen. In dem jetzt zu beschreibenden Stadium hat der embryonale Urdarm schon eine Länge von 0,65—0,70 mm erreicht; der Hypoblast, welcher beim vorher beschriebenen Embryo auch in der Achse mehrschichtig war und hier eine Dicke von 74—80 μ besaß, hat sich in dieser Periode bedeutend verdünnt, denn er ist in der Achse ein ein-

schichtiges Blatt geworden, nur 35 μ dick. Es haben also in den mir entgangenen Stadien, in welchen die Entwicklung wenigstens äußerlich noch sehr wenig fortgeschritten ist, innerlich dagegen recht bedeutende Verwandlungen Platz gefunden.

Taf. II Fig. 10 stellt einen Querschnitt vor, der durch den mittleren Theil der Embryonalanlage resp. des Embryo geht, welcher dem Stadium *B* von Balfour entspricht. An dem Hypoblast kann man zwei Abschnitte unterscheiden, der eine, der dem Boden der Medullarfurche unmittelbar anliegt, ist der Chordahypoblast (*chh*) oder die Chordaplatte, der andere größere Abschnitt ist der Darmhypoblast (*dh*). Der Chordahypoblast besteht aus Cylinderzellen, die in einer einzigen Schicht gelagert sind, in dem Darmhypoblast haben diese Zellen mehr die Gestalt von schmalen Kegeln angenommen, deren Basen und Spitzen mit einander alterniren. Dort wo der Darmhypoblast sich auf den Dotter umschlägt, wird er bedeutend dicker und seine Zellen nehmen eine mehr polygonale Gestalt an. Chordahypoblast und Darmhypoblast gehen nicht unmittelbar in einander über, sondern zeigen bei × eine Kontinuitätstrennung, welche sich als eine kleine grubenförmige Vertiefung deutlich erkennbar macht: an dieser Stelle setzt sich sowohl der Chordahypoblast wie der Darmhypoblast jederseits in einen Auswuchs oder in eine Ausstülpung fort. Dieser paarige Auswuchs oder Ausstülpung bildet die Anlage des mittleren Keimblattes.

Der Mesoblast ist überall durch einen deutlichen Zwischenraum vom Hypoblast getrennt, mit letzterem hängt er nur an der genannten grubenförmigen Vertiefung bei × kontinuirlich zusammen. In der Nähe der grubenförmigen Vertiefung bemerkt man in der medialen Partie des mittleren Keimblattes einen kleinen spaltförmigen Hohlraum, der in dem einen Schnitt viel deutlicher als in dem anderen ist und sehr oft gänzlich fehlt. Ein unmittelbarer Zusammenhang dieses Hohlraumes mit der embryonalen Urdarmhöhle ließ sich mit Sicherheit an keinem Schnitt konstatiren, denn bei × liegen die beiden Blätter des Mesoblast einander unmittelbar an; denkt man dieselben hier jedoch etwas aus einander gezogen, dann würde der embryonale Urdarm sich unmittelbar in den spaltförmigen Hohlraum des mittleren Keimblattes fortsetzen. Mehr nach vorn zu werden die beiden Mesoblasthälften schmaler, um schließlich noch weiter vorwärts vollständig zu verschwinden. Mehr caudalwärts von dem abgebildeten Schnitt hängt der Mesoblast mit dem Hypoblast nicht mehr kontinuirlich zusammen, die kleine grubenförmige Vertiefung ist verschwunden

und der Chordahypoblast, der leicht nach oben gekrümmt ist, ist jederseits durch eine äußerst feine Spalte (Taf. II Fig. 11) vom Darmhypoblast getrennt (bei ×), mit anderen Worten, der Mesoblast hat sich jederseits vom Hypoblast abgeschnürt, gleichzeitig sieht man, dass die beiden Mesoblasthälften auf beiden Seiten breiter und breiter werden, sie bleiben aber, bis nahe am Hinterrande vom Hypoblast geschieden. In manchen Schnitten liegt der paarige Darmhypoblast dem Chordahypoblast so dicht an, dass die genannte äußerst feine Spalte auch bei Anwendung sehr starker Vergrößerungen mit Sicherheit nicht nachzuweisen ist, auf anderen dagegen ist sie ohne Zweifel vorhanden. Ganz am hinteren Rande des Embryo kehren dieselben Bilder wieder, wie mehr nach vorn zu, die kleine grubenförmige Vertiefung kehrt zurück, wenn auch nicht so deutlich wie vorn und an der in Rede stehenden Stelle setzt sich der Chordahypoblast wie der Darmhypoblast jederseits wieder in die paarige Mesoblastausstülpung fort. An Sagittalschnitten sind jedoch die Verhältnisse der Mesoblastanlage am embryonalen Rande besser als auf Querschnitten zu studiren.

Der bis jetzt beschriebene Mesoblast, welcher jederseits neben dem Chordahypoblast entsteht, kann als gastraler, axialer oder centraler Mesoblast bezeichnet werden, in Gegenstellung von demjenigen Theil des mittleren Keimblattes, welcher in der Nähe des Blastodermrandes ebenfalls aus dem Hypoblast seinen Ursprung nimmt und peripherischer oder peristomaler Mesoblast genannt werden kann.

Taf. II Fig. 12 stellt einen Theil eines Querschnittes vor, welcher durch die hintere Partie des lateralen Blastodermrandes geht. Auch hier sieht man in der Nähe des Randes bei ×× eine kleine grubenförmige Vertiefung, an dieser Stelle schlägt sich der Hypoblast nach innen, und das so entstandene Blatt bildet die Anlage des peripherischen oder peristomalen Mesoblast.

Auf diesem Schnitt hängt der genannte Mesoblast mit dem centralen zusammen, etwas mehr nach vorn zu trennen beide Stücke sich von einander, der peristomale Mesoblast fängt darauf an sehr schnell vollständig zu verschwinden, Hand in Hand damit verschwindet auch die Höhle zwischen dem Umschlagrande und dem Dotter, die gesagte Höhle ist die Fortsetzung des embryonalen Urdarmes. Noch etwas mehr nach vorn zu ist der Blastodermrand zweiblättrig geworden, wie Taf. II Fig. 13 zeigt. Erwähnen will ich noch, dass schon in diesem Stadium bei Acanthias der gastrale Mesoblast bedeutend weiter nach vorn reicht als der peristomale.

Auf Taf. II Fig. 14 und 15 sind zwei Längsschnitte durch den Hinterrand der Keimscheibe eines entsprechenden Entwicklungsstadium abgebildet, die in einiger Entfernung von der Mittellinie und von einander genommen sind, man erhält hier, wie man sieht, ganz ähnliche Bilder, wie Querschnitte vom Seitenrande des Blastoderms geben. Auch hier bemerkt man in der Nähe des Randes bei ×× eine kleine grubenförmige Vertiefung und an dieser Stelle schlägt sich der Hypoblast ebenfalls in den Mesoblast um. Auf Fig. 14, welche am meisten axialwärts liegt, ist die genannte Vertiefung deutlicher als auf Fig. 15, die einen mehr von der Mittellinie entfernten Schnitt vorstellt. In beiden Figuren kann man sich leicht von dem Zusammenhang des Mesoblast mit dem Hypoblast des Umschlagrandes überzeugen. Verfolgt man eine solche Längschnittserie und vergleicht sie mit den Bildern einer Querschnittserie, so gelingt es leicht sich zu überzeugen, wie dies bereits Rabl (56) nachgewiesen hat, dass die Ursprungslinie des Mesoblast, welche neben dem Chordahypoblast von vorn nach hinten zieht, am Hinterrande des Blastoderms in jene Ursprungslinie umbiegt, welche dem Blastoderm folgend, zuerst nach der Seite und dann in flachem Bogen nach vorn zieht — s. Rabl (56 Holzschnitt Fig. 1); mit anderen Worten: am hinteren Rande der Embryonalanlage resp. am embryonalen Rande geht der peristomale Mesoblast kontinuirlich in den gastralen über, sie setzen sich hier in einander fort.

Ich gehe jetzt zur Beschreibung der Mesoblast- und der Chordaverhältnisse bei einem etwas weiter entwickelten Embryo über, der dem Stadium *C* von Balfour entspricht. Bei diesem Embryo haben sich bereits vier Somite oder Urwirbel angelegt. Die Somitenbildung geht, wie ich in Übereinstimmung mit Rabl finde, vom gastralen Mesoblast aus, nicht vom peristomalen, wie Rückert (61) behauptet. An dem Mesoblast kann man jetzt drei Partien unterscheiden: einen mittleren segmentirten Theil und einen vorderen und einen hinteren nicht segmentirten Abschnitt, ersterer kann als Kopfmesoblast, letzterer als Schwanzmesoblast bezeichnet werden (siehe gleich weiter unten). Taf. III Fig. 16 stellt einen Querschnitt vor durch den mittleren Theil des Schwanzmesoblast. Der Chordahypoblast hat sich sehr stark rückwärts gekrümmt, dadurch ist eine sehr deutliche Chordarinne entstanden, eine äußerst feine Spalte (×) trennt jederseits den Chordahypoblast vom Darmhypoblast. In manchen Schnitten liegen aber die beiden Darmhypoblaststücke dem Chordahypoblast so dicht an, dass die feine Spalte nicht zu sehen ist. Der gastrale Mesoblast ist beiderseits vollständig frei, weiter nach hinten dagegen hängt er

wieder mit dem Hypoblast zusammen und es kehrt die früher beschriebene grubenförmige Vertiefung (×) wieder, welche in ihrer Lage genau der Stelle entspricht, wo in dem abgebildeten Schnitte die feine Spalte sich befindet. Nach der Peripherie geht der gastrale Mesoblast, allmählich sich verjüngend, in den peripherischen über, der hier seine Verbindung mit dem Hypoblast des Umschlagrandes ebenfalls noch bewahrt hat.

Mehr nach vorn von dem in Fig. 16 abgebildeten Schnitt wird die Chordarinne undeutlicher, indem die beiden Schenkel der Rinne sich nach einander krümmen und schließlich verschwindet sie vollständig. Der paarige Darmhypoblast fängt dann unter dem Chordahypoblast nach einander zu wachsen, wie Taf. III Fig. 17 (ein Schnitt durch den vorderen Theil des Schwanzmesoblast) zeigt. Verfolgt man die Serie kopfwärts, so findet man in den ersten Schnitten, dass der Darmhypoblast der einen Seite unter der Chorda mit dem der anderen Seite sich vereinigt hat, der Darmhypoblast ist jetzt wieder ein unpaares Blatt geworden, und Hand in Hand damit ist der Chordahypoblast resp. die Chorda, wie man sie von jetzt ab wohl nennen kann, von der Begrenzung der embryonalen Urdarmhöhle verdrängt. Noch mehr nach vorn kehren fast dieselben Bilder wie am hinteren Ende wieder, mit anderen Worten, der Darmhypoblast zieht sich jederseits aufs Neue unter der Chorda zurück, letztere betheiligt sich als Chordahypoblast wieder an der axialen Begrenzung der embryonalen Urdarmhöhle, eine Chordarinne ist aber nur als flache Einbuchtung vorhanden; der gastrale Mesoblast bleibt jederseits als ein vollständig freies Blatt bestehen. Bevor der Mesoblast am Vorderende verschwindet, findet man Chordahypoblast und Darmhypoblast wieder nicht unmittelbar in einander übergehend, es besteht vielmehr eine Kontinuitätstrennung, und an dieser Stelle setzt sich sowohl der Chordahypoblast wie der Darmhypoblast wieder in einem paarigen Auswuchs oder eine Ausstülpung fort, mit anderen Worten: wie an seinem hinteren Ende zeigt sich der gastrale Mesoblast an seinem vorderen Ende als eine paarige Hypoblastausstülpung. An beiden Stellen hängt der gastrale Mesoblast mit dem Hypoblast kontinuirlich zusammen, während er in der größeren mittleren Partie der Embryonalanlage seine Verbindung mit dem Hypoblast gelöst hat. Dass der gastrale Mesoblast auch an seinem vorderen Ende seinen kontinuirlichen Zusammenhang mit dem Hypoblast bewahrt, ist eine Thatsache von großer allgemeiner Bedeutung, denn dieser Zusammenhang bleibt nicht allein bei Embryonen.

deren Wirbelzahl schon bedeutend zugenommen hat, fortbestehen, sondern kehrt auch — für so viel ich wenigstens gefunden habe — bei Embryonen aller anderen Wirbelthiere wieder (27, 29). In dieser wichtigen Thatsache weiche ich von Rabl (56) ab, denn nach diesem Forscher hat sich schon beim Selachierembryo aus dem Stadium *C* von Balfour die Verbindung des gastralen Mesoblast mit dem Hypoblast vollständig gelöst und behält demnach — wie er ausdrücklich betont — der peristomale Mesoblast seine Verbindung mit dem Hypoblast länger bei als der gastrale.

Schließlich beschreibe ich noch die Bilder, welche man erhält, wenn man Longitudinalschnittserien durch das Schwanzende von Embryonen mit acht Somiten untersucht, dieselben entsprechen Balfour's Stadium *D*. Zunächst sieht man an sagittalen Medianschnitten, wie in jüngeren Entwicklungsstadien, den Epiblast der Medullarrinne in den Chordahypoblast übergehen und das Schwanzende an seiner hintersten Partie sich in eine schwache Biegung ventralwärts krümmen. Das Schwanzende geht nun bekanntlich in diesem Entwicklungsstadium in zwei durch die Randkerbe von einander getrennten rundlichen Verdickungen (Schwanzknospen: Rabl, tail-swellings: Balfour, protuberances caudales: Swaen, Schwanzlappen: Ziegler, Randbeugen: His) aus. Während nun das Schwanzende sich in seiner axialen Partie nur ganz schwach ventralwärts krümmt, ist diese Krümmung eine viel bedeutendere an den Schwanzknospen, besonders in ihrem mittleren Theil, wie aus Taf. III Fig. 18, ein Schnitt durch die mediale Partie der linken Schwanzknospe, am besten hervorgeht. Bei ×× findet man die schon früher erwähnte grubenförmige Vertiefung — die Ursprungsstelle des peristomalen Mesoblast; der Hypoblast zeigt hier eine Kontinuitätstrennung und man kann sich hier also wieder von dem Zusammenhang des Mesoblast mit dem Hypoblast des Umschlagrandes überzeugen. In den lateralen Partien der Schwanzknospe flacht sich die genannte Krümmung ähnlich wie in den medialen wieder mehr ab.

Fassen wir die erhaltenen Resultate kurz zusammen, so ergiebt sich Folgendes: Sowohl die Chorda wie der bilaterale Mesoblast entwickeln sich aus dem Hypoblast der embryonalen Urdarmwand, beide entstehen vom embryonalen Rande (Urmund) aus, der Mesoblast als paarige Platte zu beiden Seiten des Chordahypoblast. In

demselben Grade, als der Mesoblast (gastraler oder axialer Mesoblast) in seiner Entwicklung vorschreitet, schnürt er sich auch jederseits von der embryonalen Urdarmwand ab, dem zufolge findet man ihn denn auch in seiner vorderen und hinteren Partie noch in kontinuirlichem Zusammenhang mit dem Hypoblast, wenn er sich in seiner mittleren Partie bereits vollständig von der embryonalen Urdarmwand abgeschnürt hat. Auf welche Weise entsteht nun der gastrale oder axiale Mesoblast; ist er ein paariger Auswuchs oder bildet er eine paarige Ausstülpung der embryonalen Urdarmwand? Meiner Meinung nach ist Letzteres der Fall. Denn ich weiß nicht, wie das Vorkommen der äußerst feinen Spalte, welche, wie Taf. II Fig. 11 zeigt, Chordahypoblast und Darmhypoblast jederseits von einander trennt, anders zu erklären wäre, als dass sich hier eine paarige Ausstülpung gebildet und abgeschnürt hat, oder wie man Bilder, wie Taf. III Fig. 17 anders interpretiren soll, als dass hier der Darmhypoblast der einen Seite, unter dem Chordahypoblast, dem der anderen Seite entgegenwächst, um so wieder ein einheitliches Blatt zu bilden und die Chorda von der Begrenzung der (embryonalen) Urdarmwand zu verdrängen, in ganz ähnlicher Weise, wie dies bekanntlich bei Amphioxus stattfindet, nur mit dem Unterschiede, dass beim letztgenannten Thier die Urdarmhöhle sich unmittelbar in das Cölom fortsetzt, während bei Acanthias ein unmittelbarer Zusammenhang dieses Hohlraumes mit der embryonalen Urdarmhöhle sich an keinem Schnitt mit Sicherheit konstatiren ließ (s. Taf. II Fig. 10). Am embryonalen Rande (Urmund) geht der gastrale Mesoblast kontinuirlich in den peripherischen oder peristomalen über, der bei Acanthias allein in dem hinteren Blastodermrande sich anlegt, während der vordere und die medialen Blastodermränder zweiblätterig bleiben.

In seinen vortrefflichen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Elasmobranchier giebt Balfour (1, 2) folgende Beschreibung der Anlage des mittleren Keimblattes. »Der Keim wird aus zwei Schichten zusammengesetzt, aus einer äußeren oder oberen (Epiblast) und aus einer inneren oder unteren Schicht (lower layer cells). Längs des Embryonalrandes gehen der Epiblast und die Zellen der unteren Schicht in einander über. Unmittelbar unterhalb der Medullarrinne verwandeln sich sämmtliche Zellen der unteren Schicht in den Hypoblast. Zu beiden Seiten jedoch ist dies nicht

der Fall, sondern wo der Epiblast an die Zellen der unteren Schicht stößt, da bleiben die letzteren undifferenzirt. Eine kurze Strecke vom Rande entfernt theilen sich die Zellen der unteren Schicht in zwei gesonderte Lagen, eine tiefere, welche in der Mittellinie mit dem Hypoblast zusammenhängt, und eine höhere, zwischen der letzteren und dem Epiblast. Die obere Schicht stellt die Anlage des Mesoblast dar. Somit entsteht der Mesoblast in Form zweier selbständiger Platten auf jeder Seite der Medullarrinne, welche hinten in die undifferenzirten Zellen der unteren Schichten längs des Embryonalrandes übergehen. Die Mesoblastplatten sind anfänglich sehr kurz und reichen nicht bis zum Vorderende des Embryo. Bald jedoch wachsen sie als zwei seitliche Wülste, die am Hypoblast befestigt sind, beiderseits der Medullarrinne nach vorn. Diese Wülste sondern sich sodann vom Hypoblast und stellen zwei Platten dar, welche vorn dünner sind als hinten, aber immer noch am Rande des Blastoderms unmittelbar in die undifferenzirten Zellen der Blastoporuslippen und seitlich in die Zellen der unteren Schicht des nichtembryonalen Theils des Blastoderms übergehen. Aus dieser Entstehungsweise des Mesoblast ergiebt sich, dass wir denselben als in Form eines Paares solider Auswüchse, aus der Wandung des Darmkanales entstanden, darstellen können, welche von den Mesoblastauswüchsen der Archenteronwandung von Amphioxus nur dadurch sich unterscheiden, dass sie keine Verlängerung der Darmhöhle enthalten. Sehr bald, nach der Ausbildung der Mesoblastplatten, erscheint eine axiale Differenzirung des Hypoblast, aus welcher ganz auf gleiche Weise wie bei Amphioxus die Chorda hervorgeht.«

Während Balfour also das innere und mittlere Keimblatt durch Sonderung oder Spaltung aus einer vorher ungesonderten Zellenmasse hervorgehen lässt, glaubt O. Hertwig (19), dass es sich auch hier um ein Einwachsen der paarigen Mesoblastplatten handelt, welche vom Urmunde (Embryonalrande) und zu beiden Seiten des Chordaentoblast aus erfolgt. Es kommt ihm weiter sehr wahrscheinlich vor, dass auch die Chorda sich nicht durch Abspaltung, sondern, ähnlich wie er dies für Triton nachgewiesen hat, durch die Einfaltung des Chordahypoblast angelegt wird.

In einer vor mehr als 12 Jahren erschienenen Abhandlung (25) habe ich nachzuweisen versucht, dass bei Embryonen von Pristiurus melanostomus, welche um etwas älter waren als die des Stadium *B* von Balfour, das mittlere Keimblatt auf doppelte Weise sich anlegt, nämlich 1) als paarige Platten, die durch Einfaltung der Urdarmwand

entstehen in ähnlicher Weise, wie nach den bahnbrechenden Untersuchungen von Kowalevsky (39) und Hatschek (17) bei Amphioxus der Mesoblast sich entwickelt; und 2) als Zellen, die am Hinterrande des Blastoderms und an den Rändern des Blastoporus dort ihren Ursprung nehmen, wo sich der Epiblast in den Hypoblast umbiegt. Weder an den zahlreichen Embryonen von Mustelus, noch an denen von Acanthias, welche ich in späteren Jahren auf die Entwicklung des mittleren Keimblattes untersucht habe, sind mir solche klare Bilder begegnet wie damals bei den eben genannten Embryonen von Pristiurus, und weder bei Acanthias noch bei Mustelus habe ich mich jemals mit Bestimmtheit überzeugen können, dass die (embryonale) Urdarmhöhle sich direkt in den spaltförmigen Hohlraum des mittleren Keimblattes fortsetzte, was bei den Embryonen von Pristiurus wohl der Fall war. Und was die Entwicklung der Chorda dorsalis betrifft, so konnte ich nicht allein Balfour's Angaben bestätigen, dass sie aus dem Hypoblast entsteht, sondern ich fand auch, dass sie in der Art ihrer Anlage mit der von Amphioxus übereinstimmt.

Ungefähr vier Jahre später kam Rückert (61) in seinen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte von Torpedo zu Resultaten, die mit den meinigen übereinstimmten, dieselben aber in mancher wichtiger Beziehung ergänzten. Sowohl der Mesoblast wie die Chorda nehmen nach ihm ihren Ursprung vom Umschlagsrand und vom Hypoblast nach einem Modus, welcher hinten der Divertikelbildung im Wesentlichen gleichkommt. Er unterscheidet einen peripherischen und einen axialen Mesoblast. Wie die Anlage der Chorda dorsalis, so beginnt auch die des (axialen) Mesoblast am hinteren Ende des unteren Keimblattes, um von hier aus nach vorn fortzuschreiten, sie setzt etwas später ein als die Mesoblastbildung und greift dafür rascher cranialwärts vor. Den axialen Mesoblast kann man ohne Weiteres mit den Cölomdivertikeln von Amphioxus vergleichen, um so mehr, als sich jetzt bei näherer Untersuchung eine bis ins Einzelne gehende Übereinstimmung herausgestellt hat, nur mit dem Unterschiede, dass die axiale Mesoblastanlage bei Torpedo, im Allgemeinen wenigstens, anfänglich solid ist und dass die Leibeshöhle erst nachträglich in ihrem Inneren auftritt. Die Mesoblastbildung greift an der Peripherie der Keimscheibe weiter um sich, zunächst auf den seitlichen und schließlich auf den vorderen Rand (peripherischer Mesoblast) und erfährt hier eine wichtige Umbildung: in ihrem Inneren entsteht die erste Anlage des Blutes. Diese erscheint unter dem Bilde von der Oberfläche aus wahrnehmbarer

Blutinseln; sie treten in geringer Entfernung vom Rande, zuerst am vorderen Umfang der Keimscheibe auf. »Meine Befunde — so sagt er — bestätigen die Auffassung Hertwig's, indem sie den Nachweis liefern, dass der Mesoblast bei Torpedo und, wie ich hier gleich hinzufügen kann, auch bei Pristiurus vom Urmundrande aus zu beiden Seiten der Chordaanlage aus dem Entoblast hervorwächst.«

Kastschenko (35), dessen Arbeit ein Jahr später erschien, unterscheidet einen embryonalen und einen peripheren Mesoblast, erstgenannter wird paarig angelegt nach einem Process, der vielleicht als cänogenetisch modificirte Bildung des Enterocöl aufgefasst werden kann. Die freien Enden des peripherischen Mesoblast umwachsen nach und nach die ganze Keimscheibe und verwachsen mit einander am vorderen Rande der letzteren, indem sie einen geschlossenen Ring bilden. Ob dieser Ring von peripherischem Mesoblast bei allen von Kastschenko untersuchten Selachiern (Pristiurus melanostomus, Scyllium canicula und catulus, Torpedo ocellata) vorkommt, oder bei welchem dieser Knorpelfische er angetroffen wird, giebt Kastschenko nicht weiter an. Die Bildung der Chorda geht ganz unabhängig von der Bildung des Mesoblast vor sich, indem an der oberen Wand des Urdarmes eine mediane Rinne (Chordarinne) erscheint, deren zellige, obere Decke sich verdickt und sich als solide Bildung abschnürt, wonach die Rinne abgeflacht wird. Obgleich die Chorda und der Mesoblast ganz unabhängig von einander gebildet werden, bleiben sie am vorderen Ende des Embryo lange Zeit mit einander und mit dem Hypoblast verbunden.

Swaen (66) beschreibt die Entwicklung des mittleren Keimblattes und der Chorda bei Torpedo folgenderweise: »Le mésoblaste a pour origine des parties du blastoderme dans lesquelles existe un mélange de cellules épiblastiques et hypoblastiques. Dans toute la partie antérieure du blastoderme le bord de ce dernier constitue un de ces lieux d'origine. Dans toute la partie postérieure de ce mélange de cellules amène d'abord la formation d'un feuillet special, auquel j'ai donné le nom d'hypoblaste secondaire. La voûte de la cavité archentérique — intestin primitif — de l'embryon est constituée par cet hypoblaste secondaire et c'est de ce feuillet spécial qu'émanent la corde dorsale et les deux feuillets latéraux du mésoblaste. Ces formations se produisent comme chez l'Amphioxus avec cette différence cependant que la corde et le mésoblaste ne sont pas creux et ne présentent pas de diverticules de la cavité digestive du moins au moment de leur formation. Les premiers vestiges des vaisseaux et du

sang apparaissent dans la partie périphérique de la zone extraembryonaire du blastoderme et cela dans la partie antérieure de ce dernier.«

In seiner Theorie des Mesoderms hat Rabl (56) die Untersuchungen von Rückert im Großen und Ganzen bestätigt. Die von Rückert gewählten Namen »axialer und peripherischer Mesoblast« hat er durch die Ausdrücke »gastraler und peristomaler Mesoblast« ersetzt; diese Namen scheinen mir auch am passendsten. Der gastrale Mesoblast nimmt seinen Ursprung neben dem Chordahypoblast, der peristomale entspringt vom Hypoblast des Umschlagsrandes, beide Theile gehen am Hinterende der Embryonalanlage kontinuirlich in einander über. An beiden genannten Ursprungsstellen des Mesoblast beschreibt er das Vorkommen einer kleinen grubenförmigen Vertiefung; an der zwischen Darmhypoblast und Chordahypoblast besteht in so fern eine Kontinuitätstrennung des Hypoblast, als beide genannte Abschnitte nicht unmittelbar in einander übergehen, sondern sich in den Mesoblast fortsetzen und an der genannten grubenförmigen Vertiefung in der Nähe des Blastodermrandes setzen sich die Wände dieser Grube einerseits in den Mesoblast, andererseits in den Epiblast des Umschlagsrandes, sowie in den lateralen Rand des Darmhypoblast fort. Es kann nach ihm also nicht zweifelhaft sein, dass von den beiden erwähnten Stellen aus die Bildung des Mesoblast erfolgt. Bei etwas älteren Embryonen (entsprechend dem Stadium *C* von Balfour) zeigt die Chordaplatte eine Einstülpung, in welche von unten her eine Ausbuchtung der Darmhöhle hineinreicht und die man demnach als Chordarinne bezeichnen kann. Ob der Chordahypoblast ausschließlich in die Bildung der Chordafalte aufgeht, oder ob einzelne seiner Zellen auch noch an der Bildung der dorsalen Darmwand Theil nehmen, ist nach Rabl schwer zu sagen, er neigt sich aber letzterer Ansicht zu. Von den vielen kleinen Differenzen gegenüber den Rückert'schen Angaben, hebt er nur eine hervor. Rabl kann nämlich Rückert's Mittheilung nicht bestätigen, dass ein peristomaler Mesoblast auch am Vorderrande des Blastoderm zur Ausbildung kommt, er vermuthet, dass hier eine Verwechslung mit dem Hypoblast des Umschlagsrandes vorliege.

Aus Ziegler's (73) Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte von Torpedo ocellata entnehme ich Folgendes: Ziegler unterscheidet ebenfalls einen axialen und einen peripherischen Mesoblast. Die Bildung des erstgenannten geschieht nach ihm in der Weise, dass der Darmhypoblast jederseits vom Chordahypoblast sich verdickt und dass dann die Zellen sich lockern und so der Mesoblast aus dem

Hypoblast hervorwuchert, der Process wird denn auch als eine »Herauswucherung« bezeichnet. Auch er betrachtet den axialen Mesoblast als der Ursegmentreihe des Amphioxus homolog. Die Bildung des peripherischen Mesoblast schreitet rings um das ganze Blastoderm herum fort. An der Stelle, wo der periphere Mesoblast aus dem Hypoblast herauswächst, sieht man eine kleine Einkerbung, welche der Querschnitt einer Rinne ist (Mesodermbildungsrinne). Bei Embryonen aus dem Stadium *D* von Balfour hat sich der Randwulst der früheren Stadien in eine Reihe inselförmiger Erhöhungen aufgelöst und dem entsprechend zeigt der periphere Mesoblast auf den Schnitten eine Reihe von inselförmigen Zellmassen, welche Blutinseln darstellen. Da der Rand der Keimscheibe vorrückt und die Blutinseln relativ etwas zurückbleiben, sind sie vom Rande ein wenig entfernt.

Aus oben mitgetheilter Litteraturübersicht geht also hervor, dass über die Anlage des gastralen Mesoblast und der Chorda dorsalis bei allen Untersuchern, die sich mit der Entwicklungsgeschichte der Selachier beschäftigt haben, große Einstimmigkeit herrscht, denn alle kommen mit einander darin überein, dass Chorda und gastraler Mesoblast beide aus der Urdarmwand ihren Ursprung nehmen nach einem Modus, welcher der Divertikelbildung bei Amphioxus im Wesentlichen gleich kommt. Nur darüber laufen die Meinungen aus einander, ob die Anlage der paarigen Mesoblastplatten als eine Herauswucherung oder als eine Faltenbildung zu betrachten sei. Die meisten Autoren neigen sich der erstgenannten Meinung zu, während ich dagegen die gastrale Mesoblastbildung als einen Ausstülpungsprocess betrachte, wie ich dies oben versucht habe näher zu begründen. Vielleicht beruhen die noch existirenden Differenzen zum Theil auf dem untersuchten Objekte, denn die Unterschiede in der Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Selachier scheinen viel größer zu sein, als man a priori erwarten sollte, vielleicht beruhen sie zum Theil auf der Konservirungsmethode. So finde ich z. B., dass starke (i. e. unverdünnte) Pikrinschwefelsäure, Mischungen von starker Pikrinschwefelsäure und Chromsäure von 1 %, und Zenker'sche Flüssigkeit, bei guter Konservirung die Zellkontouren außerordentlich scharf bewahren, während dieselben nach Behandlung in kalt gesättigten Sublimatlösungen, allein angewandt, so gut wie vollständig verschwunden sind, wenigstens bei Acanthias. Und gerade, wenn es darauf ankommt zu prüfen, ob zwischen Chorda- und Darmhypoblast jederseits eine

äußerst feine Spalte vorkommt oder nicht, sind Zellen mit scharf kontourirten Rändern von großem Vortheil.

Wenn also über die gastrale Mesoblastbildung noch kleine Differenzen bestehen, so herrscht doch in den wichtigsten Punkten Übereinstimmung, was man von dem peripherischen Mesoblast nicht sagen kann, denn hierüber laufen die Angaben der verschiedenen Autoren noch sehr aus einander. Nach Rückert (61), Swaen (66, 67), Kastschenko (35), H. E. und F. Ziegler (73) bildet der periphere Mesoblast einen Ring, während dagegen Rabl (56) ausdrücklich hervorhebt, dass am vorderen Rande des Blastoderm kein peripherischer Mesoblast vorkommt. In diesem mesoblastfreien Bezirk der Keimscheibe treten nach Rabl in geringer Entfernung vom Rande bei Pristiurus die ersten Blutinseln auf, sie bilden rundliche, scharf begrenzte Zellmassen, die zur Zeit ihrer Entstehung etwas unter der Dotteroberfläche gelegen sind. Ähnliche inselförmige Zellenmassen — Blutinseln — beschreibt Ziegler bei Torpedo, und nach ihm bilden sich diese Zellhaufen aus dem peripheren Mesoblast. Auch Rückert (61) giebt an, dass in dem peripheren Mesoblast die erste Anlage des Blutes unter dem Bilde von Blutinseln entstehe, die am vorderen Umfang der Keimscheibe zuerst auftreten. Ähnlich lauten die Angaben von Swaen (66, 67) mit dem Unterschiede jedoch, dass nach diesem Forscher: »les premiers îlots sanguins se développent aux dépens des éléments de l'hypoblaste«. Auch Kollmann (37) beschreibt das Auftreten von Blutzellenhaufen in dem nach ihm mesodermfreien Rande des Blastoderm. Alle diese genannten Autoren stimmen also darin mit einander überein, dass im vorderen (und lateralen) Rande des Blastoderm Blutinseln entstehen, gleichgültig ob nach ihnen der genannte Rand mesoblastfrei bleibt (Rabl, Kollmann) oder einen vollständig geschlossenen Ring von peripherischem Mesoblast erhält (Rückert, Ziegler, Swaen, Kastschenko).

Bei Acanthias bleibt, wie gesagt, der vordere und bei Weitem größte Theil des lateralen Blastodermrandes mesoblastfrei, nur in dem hintersten Theil des letzteren und am Hinterrande kommt es zur Bildung von peripherischem Mesoblast. Wohl findet man in jungen Entwicklungsstadien die vorderen und lateralen Blastodermränder bedeutend verdickt, aber diese Randverdickung hat mit der Anlage von Mesoblast nichts zu thun. Es geht dies am besten aus dem Umstand hervor, dass in demselben Grade als das Blastoderm den Dotter umwächst, diese Ränder sich verdünnen, so dass man bald am Umschlagsrande nur zwei einschichtigen Keimblättern begeg-

net; am lateralen Rande findet man dies früher als am Vorderrand (siehe Taf. II Fig. 13). Ich habe mehrere Blastoderme aus verschiedenen Entwicklungsstadien auf diesem Process untersucht und immer dieselben Resultate erhalten; es stimmt dies auch vollkommen überein mit dem, was spätere Entwicklungsstadien lehren. Schon in einer früheren Arbeit habe ich nachgewiesen (31), dass die Anlage des peristomalen Mesoblast genau der Entwicklung der rechts- und linksseitigen Randarterie folgt. Cranial- und lateralwärts von der Anlage der Randarterie ist und bleibt das Blastoderm überall nur zweiblättrig, mit anderen Worten mesoblastfrei, medialwärts von derselben ist es überall drei, resp. vierblättrig. Während der Dotter also schon ziemlich frühzeitig durch die beiden primären Keimblätter umwachsen wird, bekommt er erst sehr spät einen vollständigen mesoblastischen Überzug. Die aus den beiden primären Keimblättern gebildete Dottersackwand ist aber so überaus dünn und zart, dass man sie leicht übersieht. Auf Taf. V Fig. 46 ist ein Querschnitt durch den vorderen Blastodermrand eines Embryo mit 24—25 Somiten abgebildet und ganz ähnliche Bilder geben Schnitte durch den lateralen Rand, auch von viel weiter entwickelten Stadien. Bei Acanthias springt der zweiblättrige Blastodermrand dadurch gewöhnlich leicht ins Auge, indem er sich gelblich-orange gefärbt zeigt. Die Farbe beruht darauf, dass der Dotter unter dem Rand sich sehr stark verflüssigt hat und so einen ziemlich breiten und dicken Ring einer äußerst feinkörnigen Masse bildet, in welcher sehr zahlreiche Kerne abgelagert sind, aus welchen sich der Rand bei seinem schnellen Wachsthum um den Dotter weiter aufbaut. In dem in Rede stehenden Ring, welcher dem Blastodermrand in seiner Umwachsung des Dotters folgt, ist die Zahl der Dotterkerne so groß, dass sie wahrscheinlich wohl noch zu anderen Zwecken dienen als nur für die Anlage der Zellen der beiden primären Keimblätter des Dottersackes. Eine ähnliche Verfärbung des Dotters trifft man auch an anderen Stellen des Blastoderm an, so z. B. unterhalb der Anlage der Vena omphalomesenterica (31), auch hier findet man den Dotter sehr stark verflüssigt und überaus reich an Kernen von sehr wechselnder Größe und Gestalt; zuweilen sind die genannten Stellen nicht gelb-orange, sondern schwarz gefärbt (siehe 31, Taf. III Fig. 10).

Bei Acanthias stehen also die Verhältnisse des peristomalen Mesoblast in jungen Entwicklungsstadien in vollem Einklang mit dem, was spätere Stadien uns zeigen, wie sich aber in dieser Beziehung jene Selachier verhalten, bei welchen nach den genannten Autoren

der peristomale Mesoblast schon in ziemlich jungen Entwicklungsstadien einen Ring bilden soll, ist, so weit mir bekannt, nicht näher untersucht. Was wird denn aus diesem Ring? verschwindet er wieder oder bleibt er bestehen? Letzteres ist nicht wahrscheinlich, denn in welcher Weise vergrößert sich denn der Arterienring und wächst um den Dotter weiter herum, wenn ihm durch einen Ring von peripherischem Mesoblast eine Barrière gesetzt ist!

Noch schwerer verständlich bleiben die Blutinseln oder Blutzellenhaufen, die nach den übereinstimmenden Angaben von Rabl, Kollmann, Swaen, Rückert, Ziegler u. A. im vorderen und lateralen Bezirke der Keimscheibe in geringer Entfernung vom Rande entstehen sollen. Balfour hat in seiner ausgezeichneten Monographie (1) bereits vor 20 Jahren nachgewiesen, dass der durch die rechts- und linksseitige Randarterie gebildete Arterienring nur an seiner inneren Seite Zweige abgiebt: »Outside the arterial ring no vessels are developped« — so heißt es ausdrücklich. Alle späteren Untersucher haben seine Angaben bestätigt. Was wird denn aus den Blutinseln, die nach den genannten Autoren in geringer Entfernung vom Keimhautrande angelegt werden und demnach an der äußeren Seite des Arterienringes liegen müssen? So lange wir darüber nichts Näheres wissen, kommt es mir sehr fraglich vor, ob diese Zellhaufen in Wirklichkeit Blutinseln sind.

Über den peristomalen Mesoblast bei den anderen Knorpelfischen werden wir also erst noch weitere Untersuchungen abzuwarten haben, ich muss mich hier allein auf Acanthias beschränken. Bei diesem Selachier kommt es, wie wir gesehen haben, nur in dem hinteren Theil des Blastodermrandes zur Bildung von peristomalem Mesoblast, der sich am hinteren Ende der Embryonalanlage kontinuirlich in den gastralen Mesoblast fortsetzt. Dabei drängt sich die Frage auf, ob es möglich sei, den Ursachen nachzuspüren, warum die Entwicklung des peristomalen Mesoblast auf den hinteren Theil des lateralen Blastodermrandes beschränkt bleibe und welches diese Ursachen seien? Bereits Balfour hat nachgewiesen, dass das Schwanzende am Rande des Blastoderms sich vergrößert und ein paar Anschwellungen bildet, die Schwanzanschwellungen (Tail-swellings), welche von den Seitentheilen des ursprünglichen Embryonalrandes abstammen. Wir haben ferner gesehen, dass der embryonale Rand aus den verlötheten Urmundrändern entsteht. Nur so weit als diese und die aus denselben abstammenden Schwanzanschwellungen auf die lateralen Blastodermränder übergreifen, scheint sich der peristomale Mesoblast anzulegen,

mit anderen Worten, die Anlage von peristomalem Mesoblast reicht nicht weiter als das Peristom selbst.

Bei Torpedo kommt noch eine eigenthümliche Bildung vor, welche Rückert (61) als Blastodermknopf, H. E. und F. Ziegler (73) als Blastocölblase und Blastocölknopf bezeichnet haben. Rückert giebt davon folgende Beschreibung: Etwa zu der Zeit, in welcher die Abschnürung der ersten Urwirbelpaare abgelaufen ist, bemerkt man in der Nähe des vorderen Blastodermrandes bei Oberflächenbetrachtung schon mit unbewaffnetem Auge einen kleinen hervorragenden Zapfen von rundlicher Form, ein Gebilde, das nächst der Embryonalanlage selbst das auffallendste Merkmal an der Keimscheibe darstellt. Dies Gebilde — »Blastodermknopf« — verdankt seine Entstehung einer blasenförmigen Ausbuchtung des oberen Keimblattes im Bereich der Blastulahöhle. Da die Blase den gesammten Inhalt dieses Hohlraumes, Megasphären und Zwischenflüssigkeit, umschließt, so darf man sie als eine nach außen vorgestülpte Blastulahöhle bezeichnen, die allmählich immer mehr von dem umgebenden Blastoderm abgeschnürt wird. Die dotterhaltigen Zellen in ihrem Inneren ballen sich unter Verdrängung der Zwischenflüssigkeit dicht zusammen und werden von der Wandung eng umschlossen. Der so solid gewordene Blastodermknopf treibt Sprossen und zerfällt nicht selten in Lappen, die sich vollständig von einander trennen können. Wenn die Kiementaschen auftreten, zerfällt sein Inhalt von der Peripherie nach dem Centrum zu in einen Haufen embryonaler Blutzellen. Diese treten sogleich in den Raum zwischen den Keimblättern aus. Nachdem der Blastodermknopf seinen Inhalt entleert hat, verschwindet alsbald seine Spur. An einigen Keimscheiben von Torpedo hat Rückert das beschriebene Gebilde vermisst.

H. E. und F. Ziegler (73) bestätigen das Vorkommen dieser Blase. Während der Bildung des Dottersackhypoblast wird nach ihnen die Furchungshöhle niedriger, doch behält sie an dem vorderen Rande der Keimscheibe eine relativ beträchtliche Höhe und wölbt hier den Epiblast blasenartig hervor; diesen Rest der Furchungshöhle, welcher sehr lange fortbesteht, bezeichnen sie als »Blastocölblase« und in den späteren Stadien als »Blastocölknopf«. Der Hohlraum dieser Blase, in welchem sich einige stark mit Dotter beladene Furchungszellen befinden, wird in den Epiblast aufgenommen und

von demselben gänzlich umschlossen. In den nächsten Stadien bildet der Knopf unregelmäßige Wucherungen, und nachdem der in den eingeschlossenen Furchungszellen liegende Dotter aufgezehrt ist, verschwindet der ganze Blastodermknopf. Von der Angabe Rückert's, dass sich in dem Knopf Blutkörperchen bilden, hat Ziegler nichts gesehen. Schon von A. Schulz (65) wurde die Blastocölblase beschrieben und abgebildet Taf. XXX Fig. 3, 4, 5 *a'* seiner Abhandlung. Auch Swaen (66) erwähnt dieselbe »la cavité de segmentation — so schreibt er — persiste au contraire, sur tous, mais se réduit, et s'isole progressivement«, was aus ihr wird, giebt er nicht weiter an. Bei Acanthias habe ich selbst keine Spur von diesem Blastoderm- oder Blastocölknopf auffinden können, und auch bei anderen Selachiern finde ich darüber nichts angegeben. Entsteht nun dies eigenthümliche Gebilde aus der Furchungshöhle oder aus der abgeschnürten Urdarmhöhle? Wenn es sich ergiebt, dass auch bei Torpedo die von den verschiedenen Autoren beschriebene Furchungshöhle nicht diese, sondern die abgeschnürte Urdarm- oder Gastrulahöhle ist, dann folgt daraus, dass bei Torpedo Reste der letzteren viel länger als bei den anderen Selachiern fortbestehen bleiben.

Einen ganz besonderen Standpunkt nimmt Lwoff (46) ein. Wie bei den übrigen Wirbelthieren, so ist nach ihm auch bei den Selachiern der Mesoblast eine zusammengesetzte Bildung, an welcher sich sowohl die Zellen des Epiblast wie des Hypoblast betheiligen. Die Vertheilung des Mesoblast in einen axialen oder gastralen und in einen peripherischen oder peristomalen ist, wie er sagt, nur von topographischer Bedeutung, denn sowohl der eine wie der andere wird von den Zellen der beiden primären Keimschichten gebildet. Auch an der Anlage der Chorda sollen sich nach ihm sowohl der Epiblast wie der Hypoblast betheiligen. Es kommt ihm nicht wahrscheinlich vor, dass auch am vorderen Rande des Blastoderms Mesoblast zur Entwicklung kommt. Für das Weitere muss ich auf seine ausführliche Arbeit verweisen, denn es ist nicht gut möglich, im Kurzen die Gründe zu erwähnen, welche er für seine Ansicht anführt.

Nach His (21, 23) bildet sich der Mesoblast nicht durch eine Einfaltung des gesammten Hypoblast, sondern durch eine Abspaltung der oberen Zellenschichten des letzteren. Diese Abspaltung vollzieht sich entlang der konvexen, unter den Rückenwülsten und über den seitlichen Darmrinnen liegenden Erhebung des Hypoblast, und sie erstreckt sich, den Randverlängerungen der Darmrinnen folgend, um einen großen Theil der Keimperipherie. Bis wie weit der

peripherische Mesoblast sich ausdehnt, und ob er einen geschlossenen Ring bildet, giebt His nicht weiter an. Was His aber als »Primitivrinne und Achsenstrang« bei den Selachiern bezeichnet und was er über die Anlage der Chorda bei den Selachiern mittheilt, ist mir unverständlich geblieben. In keinem Entwicklungsstadium und in keiner einzigen Schnittserie finde ich eine Verwachsung der beiden primären Keimblätter, wie His dieselbe auf Fig. 13 und 14 seiner Abhandlung Nr. 21 oder auf Fig. 39 *a* Nr. 23 abbildet. Wie alle Autoren übereinstimmend angeben, entwickelt sich die Chorda regelmäßig von hinten, vom Blastoporus aus, nach vorn, und ich habe das immer eben so gefunden. Nach His lässt sich die Lehre von der Bildung der Cölomsäcke durch Einstülpung von Urmundlippen bei höheren Wirbelthieren nur in sehr gewaltsamer Weise begründen, während mir im Gegentheil der thatsächliche Process nur in sehr gewaltsamer Weise negirt scheint.

III. Über die Urwirbel des Vorderkopfes.

In seinen bekannten Untersuchungen »Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes« hat van Wijhe (69) nachgewiesen, dass beim Embryo der Selachier (Scyllium, Pristiurus) in der Kopfregion neun Somite, Urwirbel oder Mesodermsegmente angetroffen werden, und er hat ihr weiteres Verhalten sehr genau beschrieben. Indem aus den drei letzten dieser neun Kopfsomite etwas von der Produktion der sechs vorderen Abweichendes hervorgeht, bezeichnete Gegenbaur (15) die sechs vorderen als die »palingenetischen oder primären« Elemente und die drei hinteren als die »cänogenetischen oder sekundären« Bestandtheile. Untersuchungen an Embryonen von Acanthias haben mir gezeigt, dass die neun Kopfsomite van Wijhe's auch hier in sehr deutlicher Form angetroffen werden, nur mit dem kleinen Unterschiede, dass die Zahl dieser Segmente hier nicht neun, sondern zehn beträgt. Bei Acanthias nämlich betheiligt sich auch noch der zehnte Urwirbel van Wijhe's, sein erstes Rumpfsomit an dem Aufbau des Schädels, demnach haben wir hier also sechs primäre oder palingenetische und vier sekundäre oder cänogenetische Elemente. Indem sich aus den vier letztgenannten Urwirbeln der Occipitaltheil des Schädels bildet, können wir dieselben auch als Occipitalsegmente bezeichnen, wie van Wijhe dies bereits in einer späteren Arbeit gethan hat (72).

Van Wijhe hat weiter nachgewiesen, dass die Somite im vorderen Körpertheile sich von hinten nach vorn entwickeln, und da sie bekanntlich im hinteren Körpertheil in umgekehrter Richtung entstehen, so schließt er aus dieser Thatsache, dass der Mesoblast bei den Selachiern ungefähr in der Region, welche bei anderen Thieren dem Nacken entspricht, zuerst differenzirt wird und dass diese Differenzirung sowohl vor- als hinterwärts fortschreitet. Zu einem ganz anderen Resultat ist Prof. C. Rabl (57) gekommen. Genannter Forscher theilt die Kopfsomite ein in vordere oder proximale und hintere oder distale. Unter letzteren versteht er diejenigen, welche hinter jener Stelle, an der sich das Gehörbläschen bildet, gelegen sind, unter ersteren die vor dieser Stelle gelegenen. Dazu kommt noch eines, welches an der Grenze zwischen beiden Regionen, nämlich genau in der Höhe des Gehörbläschens liegt und welches er noch den proximalen zurechnet. Proximale Kopfsomite sind jederseits vier, distale jederseits fünf zu unterscheiden. Die hinteren (distalen) Kopfsomite entstehen nach Rabl genau in derselben Weise wie die Urwirbel und sind überhaupt, so lange sie als distinkte Theile erhalten bleiben und ihre Selbständigkeit bewahren, von echten Urwirbeln nicht zu unterscheiden. Wie bei allen Wirbelthieren, so entwickeln sich auch bei den Selachiern die Urwirbel der Reihe nach von vorn nach hinten, so dass also der vorderste Urwirbel zugleich der älteste ist. Dieser vorderste Urwirbel ist nach ihm identisch mit dem fünften Kopfsomit van Wijhe's, dem ersten distalen Somite. Auch die weitere Entwicklung der fünf distalen Kopfsomite ist nach Rabl genau dieselbe wie die der nächstfolgenden Urwirbel des Rumpfes. An Sagittalschnitten durch Embryonen, bei denen es noch nicht zur Bildung von Kiemenfurchen gekommen ist, überzeugt man sich nach ihm sehr leicht, dass am Mesoderm jeder Körperhälfte drei Abschnitte unterschieden werden können, ein vorderer unsegmentirter, ein mittlerer, dessen dorsaler Theil in die Urwirbel gegliedert ist, und ein hinterer oder caudaler, abermals unsegmentirter. Eben so leicht überzeugt man sich nach ihm, dass sowohl die Urwirbel als auch die Seitenplatten des mittleren Mesodermabschnittes in das proximale und distale unsegmentirte Mesoderm sich fortsetzen und da sich nun das proximale Mesoderm kontinuirlich mit dem ersten Urwirbel und den Seitenplatten in Verbindung setzt, so folgt daraus zugleich, dass der erste Urwirbel vorn keine scharfe Grenze hat.

Ich habe mir nun die Frage gestellt, ob van Wijhe Recht hat, wenn er behauptet, dass der Mesoblast bei den Selachiern in der

Region, welche bei anderen Thieren dem Nacken entspricht, zuerst differenzirt wird und dass dann die Differenzirung sowohl vor- als hinterwärts fortschreitet, oder ob die Urwirbel sich der Reihe nach von vorn nach hinten entwickeln, wie dies nach Rabl der Fall sein soll und demnach der vorderste Urwirbel zugleich der älteste ist.

Meine Untersuchungen fangen an bei Embryonen mit vier Somiten, denn solche mit zwei und drei Urwirbeln besitze ich nicht. Längsschnitte durch Embryonen aus obengenanntem Entwicklungsstadium zeigen nun Folgendes: An dem Mesoblast kann man, wie früher schon erwähnt ist, drei Theile unterscheiden, einen vorderen und einen hinteren nicht segmentirten Abschnitt und einen mittleren Theil, welcher sich in vier freie Urwirbel gegliedert hat. Den vorderen, nicht segmentirten Theil kann man Kopfmesoblast, die hintere, ebenfalls nicht segmentirte Partie Schwanzmesoblast, und den mittleren, in freien Urwirbeln gegliederten Theil Rumpfmesoblast nennen. Beim obengenannten Embryo beträgt die ganze Länge des gesammten Mesoblast auf dem Longitudinalschnitt 2136 μ, und zwar misst der Kopfmesoblast 1120, das erste (vorderste), am meisten cranialwärts gelegene Segment 148, das zweite 136, das dritte 124, das vierte (letzte) oder am meisten caudalwärts gelegene Segment 112 μ, während dem Schwanzmesoblast 496 μ zukommen. Aus dem oben Mitgetheilten ergiebt sich also, dass der longitudinale Durchmesser dieser vier freien Segmente in cranio-caudaler Richtung regelmäßig in Länge abnimmt; mit anderen Worten: das am meisten cranialwärts gelegene Somit ist das längste und das am meisten caudalwärts gelegene das kürzeste.

Längsschnitte durch Embryonen mit fünf, sechs, sieben und acht freien Urwirbeln stimmen, abgesehen von der Zahl der Somite, sonst fast vollständig mit den aus obengenanntem Entwicklungsstadium überein. Bei einem Embryo mit acht freien Somiten beträgt auf dem Longitudinalschnitt die gesammte Länge des Mesoblast 2536 μ, und zwar misst der Kopfmesoblast 960 μ, das erste oder vorderste Somit 184 μ, das zweite 172 μ, das dritte 160 μ, das vierte 144 μ, das fünfte 136 μ, das sechste 124 μ, das siebente 112 μ, das achte 96 μ und der Schwanzmesoblast 448 μ. Schon in diesem Entwicklungsstadium ist es möglich, die Bedeutung dieser acht freien Urwirbel, welche ich einfach *a*, *b*, *c* etc. nennen werde, durch Vergleichung mit älteren Stadien festzustellen. Die Segmente *a*, *b*, *c* etc. nämlich entsprechen dem achten, neunten und zehnten etc. Somite van Wijhe's, das siebente Somit hat sich noch nicht vom Kopfmesoblast

abgeschnürt. VAN WIJHE hat demnach vollständig Recht, wenn er sagt, dass das Mesoderm bei den Selachiern ungefähr in der Region, welche bei anderen Thieren dem Nacken entspricht, zuerst differenzirt wird und dass diese Differenzirung sowohl vor- als hinterwärts fortschreitet. Indem aus den Segmenten *a*, *b* und *c*, dem achten, neunten und zehnten Somit VAN WIJHE's, der spätere Occipitaltheil des Schädels entsteht, können wir sagen, dass in der Occipitalregion der Mesoblast zuerst differenzirt wird. Die Behauptung RABL's, dass die Urwirbel sich der Reihe nach von vorn nach hinten entwickeln und demnach der vorderste Urwirbel zugleich der älteste ist, ist also unrichtig. Bei dem obengenannten Embryo mit acht freien Somiten hat sich das siebente Somit VAN WIJHE's resp. das erste Occipitalsomit noch nicht vom Kopfmesoblast abgeschnürt, dies geschieht erst bei etwas älteren Embryonen. Da die vier Occipitalsomite bis in ziemlich weite Entwicklungsstadien noch vollständig den wahren Rumpfsomiten gleichen, werde ich künftig bei der Zählung der Somite den ersten cänogenetischen Urwirbel resp. ersten Occipitalsomit — das siebente Kopfsomit VAN WIJHE's — als ersten Urwirbel betrachten. Passt man diese Zählung auch auf den oben genannten Embryo zu, so steht man vor der Schwierigkeit, ob man hier von einem Embryo mit acht oder mit neun Somiten reden soll. Indem aber das erste cänogenetische Somit, das siebente VAN WIJHE's, sich noch nicht vom übrigen Kopfmesoblast abgeschnürt hat, habe ich den in Rede stehenden Embryo als einen mit acht Somiten bezeichnet. Vergleicht man die Länge des Kopfmesoblast beim Embryo mit vier freien Somiten mit der eines Embryo mit acht freien Somiten, so scheint mir daraus zu folgen, dass die beiden vordersten freien Somite des Embryo mit vier Urwirbeln, dem dritten und vierten cänogenetischen Urwirbel, dem neunten und zehnten Somite VAN WIJHE's entsprechen.

Aus einer Querschnittserie eines Embryo mit acht freien Somiten will ich noch Folgendes mittheilen. Die Medullarrinne steht überall noch offen. Vorn ist dieselbe flach rinnenförmig, dann wird sie fast ganz flach und bleibt dies bis in die Gegend des vierten Somites, wo sie wieder mehr flach rinnenförmig wird bis zum Hinterende, wo sie aufs Neue fast ganz flach wird. Verfolgt man die Serie caudocranialwärts, so findet man, dass im vorderen Theil des Embryo die Chorda und der gastrale Mesoblast mit der Urdarmwand kontinuirlich zusammenhängen und dass sich der Urdarm, ähnlich wie beim Embryo mit vier Somiten bis zum Vorderende des Embryo ausstreckt, hier biegt sich bekanntlich die Medullarplatte in die Epidermis um.

Diese Stelle habe ich als »Riechplatte« bezeichnet (32), sie bildet später den unteren resp. vorderen Rand des Neuroporus. Beginnt hier später die Medullarrinne sich zu schließen, so schnürt sich an dem genannten Orte die Medullarwand nicht von der Epidermis ab, sondern bleibt mit ihr verbunden. Aus dieser Stelle, aus dem unteren resp. vorderen Theil also des Neuroporus bildet sich das Riechorgan und der Riechnerv, wie später ausführlicher beschrieben werden soll. In den Rumpfsomiten ist das Cölom noch sehr klein und in den Seitenplatten fehlt es noch vollständig. In dem hinteren Theil des Kopfmesoblast zeigt das Cölom nahezu dasselbe Bild wie in den Rumpfsomiten, in dem mittleren Theil des genannten Mesoblaststückes fehlt es noch vollständig. Dagegen ist das Cölom in dem vordersten Theil des Kopfmesoblast von bedeutender Größe und dehnt sich hier auch in die entsprechenden Seitenplatten aus. Die Höhlung zeigt eine sehr unregelmäßige Gestalt und wechselt fast auf jedem Schnitt, außerdem zeigt sie sehr große individuelle Schwankungen, was vielleicht durch die Präparation bedingt wird. Somite und Seitenplatten sind auf jedem gut geführten Querschnitt nur einschichtig. Dass die Urwirbel — nämlich die freien Urwirbel — von hinten nach vorn rasch an Größe zunehmen, hat Rabl (56) bereits für Pristiurus melanostomus nachgewiesen. Wie erwähnt und schon bekannt ist, streckt sich der Urdarm bis zur vordersten Spitze des Embryo aus, und hier liegen die beiden primären Keimblätter so dicht einander an, dass ihre Grenzen auch bei Anwendung der stärksten Vergrößerungen mit Bestimmtheit nicht zu sehen sind (siehe Taf. V Fig. 54). Bei Embryonen mit neun bis zehn freien Somiten hat sich der Kopfmesoblast noch nicht segmentirt, die Metamerenbildung dieser Partie entsteht erst in dem Stadium von 12—14 Urwirbeln, genauer kann ich dies nicht angeben. Bei Embryonen mit 15 freien Somiten, hat sich das siebente Somit van Wijhe's — der erste occipitale resp. cänogenetische Urwirbel, wie wir gleich noch näher sehen werden, bereits vollkommen abgeschnürt, er bildet dann den ersten oder vordersten freien Urwirbel — das erste cänogenetische Somit. Aus einer Querschnittserie eines Embryo mit 12 und eines mit 14 freien Somiten kann ich noch Folgendes mittheilen, denn Längsschnitte durch Embryonen aus genannten Entwicklungsstadien besitze ich nicht. Beim Embryo mit 12 freien Urwirbeln steht die Medullarrinne überall noch offen, ganz vorn hat sie mehr oder weniger die Gestalt eines Hufeisens, mehr nach hinten zu wird sie flacher und ihre Ränder biegen sich leicht nach unten ab, noch mehr caudalwärts wird die

Rinne fast vollständig flach bis etwa in die Gegend des vierten Urwirbels, hier wird sie wieder etwas tiefer bis zum Hinterende, wo sie wieder flacher wird. Ein sehr kleiner spaltförmiger Hohlraum zwischen den beiden Lamellen der Seitenplatten kommt schon vereinzelt vor, sonst zeigen Urwirbel und Seitenplatten das Bild, wie Rabl (56) es bei Embryonen von Pristiurus genau beschrieben hat. Von ganz bedeutendem Umfang ist das Cölom in dem vorderen Theil des Kopfmesoblast, sowohl in dem Theil, welcher dem Urwirbel, als in dem, welcher der Seitenplatte entspricht. Bei einem Embryo mit 14 Somiten zeigt die Medullarrinne in ihrem vorderen Theil noch fast dasselbe Bild wie bei Embryonen mit 12 Urwirbeln, von dem vierten Somit ab wird dieselbe tiefer und nimmt bis zum Hinterende fast genau die Gestalt eines Halbkanals an. Zwischen den beiden Lamellen der Seitenplatten bemerkt man schon mehrere unregelmäßige feine spaltförmige Hohlräume.

Embryonen mit 15 Somiten. In der Gegend des späteren Hinterhirns haben sich die Ränder der Medullarrinne bis zum Berühren genähert; cranialwärts von dieser Stelle bis zur Geruchsplatte steht sie noch weit offen, der Neuroporus bildet also in diesem Stadium noch eine lange schlitzförmige Öffnung. Caudalwärts von obengenannter Stelle weichen die Schließungsränder wieder mehr aus einander bis zum Hinterende des vierten Somites, wo sie wieder unmittelbar mit einander in Berührung kommen, ohne jedoch zu verwachsen, dies dauert bis zum Hinterende des letzten Urwirbels, wo die Rinne wieder etwas mehr klafft, dann legen sich ihre Ränder nochmals an einander, um ganz hinten wieder aus einander zu weichen. Der Urdarm reicht noch bis zum unteren, resp. vorderen Rand des Neuroporus; hierüber gleich mehr. Von der Anlage der Aorta, des Herzens, des peripherischen Nervensystems oder von Kiementaschen ist noch nichts zu sehen, auch eine Andeutung der ersten inneren Kiemenfurche fehlt noch vollständig. Dies Stadium ist aber dadurch wichtig, dass sich auch jetzt der Kopfmesoblast zu segmentiren anfängt, was jedoch nur auf Längsschnitten zu sehen ist.

Taf. III Fig. 19 stellt einen solchen Schnitt durch einen Embryo mit 15 freien Somiten vor. Der siebente Urwirbel van Wijhe's, der erste cänogenetische Urwirbel, welchen ich also künftig bei der Zählung als Somit 1 bezeichnen werde, hat sich jetzt vollkommen abgegliedert. Die palingenetischen Urwirbel bilden dann noch eine mehr oder weniger zusammenhängende Masse, sind aber durch Querfurchen schon sehr deutlich abgegrenzt, wenigstens gilt dies von dem

sechsten und fünften, dritten und zweiten Somit, während die Querfurche zwischen Somit 5 und 4 und 4 und 3 weniger scharf ausgeprägt ist. Die Chorda hat sich in ihrem vorderen Ende noch nicht differenzirt, sie setzt sich hier in eine Zellenmasse fort, die noch weiter kopfwärts kontinuirlich mit der dorsalen, resp. hier durch die inmittelst entstandene Kopfbeuge, vorderen Darmwand zusammenhängt. Aus dieser Zellmasse entsteht der Querkanal, durch welchen bei älteren Embryonen, der vorderste palingenetische Somit der einen Seite mit der der anderen zusammenhängt. Dieser Verbindungsstrang liegt also — wie VAN WIJHE ganz richtig nachgewiesen hat, vor der Darmhöhle. Lateralwärts setzt sich die genannte Zellmasse in eine ebenfalls noch ganz indifferente Gewebsmasse fort, aus welcher sich rechts und links das vorderste palingenetische Somit anlegt und das in diesem Entwicklungsstadium sich gleichfalls noch nicht vom Urdarm abgeschnürt hat.

Der Urdarm selbst setzt sich als ein breiter dicker Zellstrang (Taf. III Fig. 19*z*), in welchem sich aber die Urdarmhöhle nicht verlängert, indem sich ihre Wände hier einander unmittelbar anlegen, unterhalb der Medullarwand bis zum unteren resp. vorderen Rand des Neuroporus — die Riechplatte — fort, mit dem er in kontinuirliche Verbindung tritt. Wie der ancestrale After unterhalb des Canalis neurentericus lag, so lag der ancestrale Mund unterhalb des Neuroporus. Daraus folgt, wie mir scheint, dass die Hypophyse nicht der ancestrale Mund gewesen sein kann, wie dies von DOHRN (4) und KUPFFER (40) behauptet wird, denn obgleich die Hypophyse bei solchen jungen Embryonen noch vollständig fehlt, ist dennoch die Stelle, wo sie sich später anlegen wird, auch jetzt schon mit vollkommener Schärfe anzugeben, nämlich unterhalb der Anlage des Verbindungsstranges, durch welchen das erste palingenetische Somit der rechten Seite mit dem der linken zusammenhängt (siehe Taf. III Fig. 19 bei ×); an dieser Stelle liegen die beiden primären Keimblätter einander wieder so dicht an, dass auch bei Anwendung sehr starker Vergrößerungen keine bestimmte Grenzlinie zu finden ist. Dass bei Embryonen von Acanthias aus diesem Entwicklungsstadium der Urdarm unterhalb der Medullarwand noch bis zum Vorderende des Embryo reicht, hat zuerst Miss JULIA PLATT (54) nachgewiesen. Die mediale Partie dieser bis zum unteren resp. vorderen Rand des Neuroporus sich fortsetzenden Verlängerung des Urdarmes bildet sich später größtentheils wieder zurück, ihre lateralen Partien dagegen bleiben fortbestehen und bilden rechts und

links noch ein Ursegment, welche durch eine Zellbrücke vor dem Theil des Gehirns, aus dem später das Zwischenhirn und das Infundibulum entsteht, mit einander zusammenhängen. Dieses vorderste Ursegment, das demnach vor dem ersten palingenetischen Somit liegt, hat Miss Julia Platt (54, 55) ebenfalls bei Acanthias zuerst gefunden und als »Anterior head cavity« bezeichnet; ich will diesen Namen beibehalten, obgleich das in Rede stehende Ursegment, welches sich in diesem Entwicklungsstadium noch nicht angelegt hat, erst verhältnismäßig spät eine Höhle erhält. Die Entwicklungsgeschichte von Acanthias zeigt uns also, dass wir es hier mit einer phylogenetisch sehr alten Form zu thun haben, und dass hier noch Verhältnisse angetroffen werden, die bei Scyllium und Pristiurus gar nicht mehr vorzukommen scheinen. Zurückkehrend zu dem Embryo mit 15 Somiten, will ich noch angeben, dass das zweite Somit van Wijhe's, der zweite palingenetische Urwirbel, durch seine kolossale Höhle unmittelbar zu erkennen ist. In dem dritten, vierten und fünften palingenetischen Urwirbel konnte ich keine Höhle auffinden, wohl dagegen in dem sechsten, besonders deutlich in seinem hinteren Theil. Das siebente Somit van Wijhe's, der erste cänogenetische Urwirbel, ist ebenfalls durch seine eigenthümliche Gestalt unmittelbar zu erkennen. In seinem hinteren Theil stimmt er fast durchweg mit den caudalwärts folgenden Somiten überein und umschließt hier eine geräumige Höhle, cranialwärts spitzt er sich bedeutend zu und gleicht hier vollständig dem letzten palingenetischen Urwirbel.

Embryonen mit 17—18 Somiten. Bei Embryonen mit 17 Somiten bildet der Neuroporus noch eine lange schlitzförmige Öffnung. Am vorderen Theil des Hinterhirns, vielleicht auch schon am hinteren Theil des Mittelhirns — dies ist sehr schwer zu bestimmen — hat sich die Medullarrinne geschlossen, der Trigeminus hat sich angelegt, seine Anlage zeigt sich jedoch nur auf einigen wenigen Schnitten; unmittelbar hinter der Stelle, wo er aufhört, öffnet sich die Medullarrinne wieder, obgleich sich ihre Schließungsränder unmittelbar berühren. Etwas weiter hinterwärts schnürt sich die genannte Rinne wieder vollständig ab, und wird von dieser Stelle, welche dem hinteren Theil des späteren Hinterhirns entspricht, bis zum 15. Somit ein geschlossenes Rohr. Oberhalb des letzten und vorletzten Somites steht die Rinne wieder offen, dann legen sich ihre Ränder aufs Neue unmittelbar an einander, bis sie ganz hinten wieder mehr klafft. Bei einem anderen Embryo mit 17 Somiten fehlt der Trigeminus noch vollständig, bei noch einem anderen war er bedeutend weiter

entwickelt und so weit sich seine Anlage erstreckte war die Medullarrinne geschlossen. Bei wieder einem anderen Embryo gleichen Alters zeigte er noch andere Verhältnisse, auf welche ich später zurückkomme. Die erste Kiementasche fehlte noch vollständig, auch von der ersten inneren Kiemenfurche war noch nichts zu sehen, aber dort, wo diese sich in dem nächst weiter entwickelten Embryo anlegen wird, hat sich der Mesoblast schon in ein dorsales und in ein ventrales Stück gegliedert. Herz und Aorta fehlen noch vollständig.

Die zehn genannten Kopfsomite, sowohl die sechs palingenetischen, wie die vier cänogenetischen stimmen in ihrer Lage vollkommen mit den Rumpfsomiten überein, sie liegen alle als paarige Gebilde dorsal vom Urdarm, auch das vorderste palingenetische Somit, der erste Urwirbel VAN WIJHE's macht darauf keine Ausnahme, nur kommt er durch die inmittelst entstandene Kopfkrümmung nicht dorsal vom Urdarm, sondern auf dessen Vorderwand zu liegen, man kann ihn daher als das »präorale Somit« bezeichnen, wie dies bereits VAN WIJHE gethan hat. Wie steht es nun mit der Anterior head cavity von JULIA PLATT? Bei Acanthias streckt sich der Urdarm in jungen Entwicklungsstadien, wie wir gesehen haben, unterhalb des Medullarrohres bis zum unteren resp. vorderen Rand des Neuroporus aus und zwar unterhalb des Theiles des Gehirns, aus dem später das Infundibulum entsteht; bei Embryonen mit 20 Somiten ist dies noch deutlich der Fall. Schon bei etwas älteren Embryonen fängt der axiale Theil dieses Darmfortsatzes allmählich an sich zurückzubilden. Der Vorgang lässt sich an Längsschnitten und an Horizontalschnitten am besten studiren, letztgenannte treffen den Kopf, wegen der inmittelst entstandenen Kopfkrümmung in querer Richtung. Taf. III Fig. 20 stellt einen Schnitt aus einer Horizontalschnittserie vor durch einen Embryo mit 26—27 Somiten, derselbe geht, wie man sieht, durch die Anlage der Augenblasen. Zwischen der ventralen Medullarwand — die Anlage des Infundibulum — und der Epidermis liegt ein solider Zellstrang (x) eingekeilt, der sich caudalwärts unmittelbar in die Urdarmwand fortsetzt. Ich sage »Urdarmwand«, eigentlich ist es die Zellmasse, aus welcher sich in einem späteren Entwicklungsstadium der Querkanal bildet, welcher den ersten palingenetischen oder präoralen Somit der einen Seite mit dem der anderen Seite verbindet, welcher aber jetzt noch als indifferente Zellmasse kontinuirlich mit der vorderen Urdarmwand

zusammenhängt. Der so eben genannte solide Zellstrang *x* ist von der Medullarwand ziemlich deutlich abgegrenzt, von der Epidermis dagegen so wenig, dass seine Grenzen hier oft recht schwierig zu bestimmen sind. Rechts und links findet man unterhalb der Augenblasen und neben dem Infundibulum ebenfalls einen soliden Zellstrang (Taf. III Fig. 20 *ahc*). Cranialwärts wird der axiale Zellstrang lockerer und vereinigt sich mit den genannten paarigen Zellsträngen zu einer gemeinschaftlichen lockeren Zellmasse (siehe Taf. III Fig. 21 *xx*), welche nach dem Neuroporus zu allmählich winziger wird und diesen jetzt nicht mehr erreicht. Schon in diesem Entwicklungsstadium erstreckt sich also der Urdarm nicht mehr bis zum Neuroporus, sondern dies Stück hat sich in drei Partien gegliedert, eine axiale und eine bilaterale, während sein vorderstes Ende sich schon theilweise zurückgebildet, theilweise in lose neben einander liegende spindel- und sternförmige Zellen aufgelöst hat, was besonders deutlich aus Longitudinalschnitten hervorgeht. Die beiden lateralen Zellstränge (*ahc* Taf. III Fig. 20) stellen nun die Anlagen der von Miss Julia Platt entdeckten »Anterior head cavity« vor, die vor dem Infundibulum mit einander zusammenhängen (*xx* Taf. III Fig. 21). Der unter dem Infundibulum gelegene axiale Zellstrang (*x* Taf. III Fig. 20), der bei Embryonen mit 26—27 Somiten sich noch kontinuirlich in die Zellmasse fortsetzt, aus der der schon oft erwähnte Querkanal entsteht, abortirt nun vollständig. Bei Embryonen mit 30 Somiten ist er noch in seinem mittleren Theil vorhanden, er liegt dann als ein ganz isolirtes Stück unter dem Infundibulum, und bei Embryonen mit 32 Somiten ist er bereits vollständig verschwunden. Aus dem oben Mitgetheilten ergiebt sich also, dass schon sehr frühzeitig der Urdarm, welcher ursprünglich als ein breiter solider Zellstrang unter dem Infundibulum bis zum unteren (vorderen) Rand des Neuroporus reicht, sich zurückzubilden anfängt und durch das nach unten vorwachsende Infundibulum in drei Stücke gegliedert wird, ein axiales und ein paariges, aus letzterem entsteht jederseits die durch Miss Julia Platt entdeckte »Anterior head cavity«, während das axiale Stück, so weit es unter dem Infundibulum liegt, schon sehr frühzeitig wieder abortirt, in seinem vorderen Theil dagegen erhalten bleibt und so die Brücke bildet, durch welche das in Rede stehende Ursegment der einen Seite vor dem Gehirn mit dem der anderen zusammenhängt, ähnlich wie das erste palingenetische oder präorale Somit der einen Seite vor der Darmhöhle mit dem der anderen in Verbindung steht, nur mit dem Unterschiede, dass wir es hier mit einem

Kanal und dort mit einem lockeren Zellstrang ohne Lumen zu thun haben. In welchem Entwicklungsstadium die »Anterior head cavity« sich von dem ersten palingenetischen Somit abschnürt, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, bei Embryonen mit 20 Somiten ist es noch nicht, wohl aber bei solchen mit 26—27 Urwirbeln der Fall.

Bei Embryonen mit 33—34 Somiten entsteht in dem dorsalen Abschnitt der »Anterior head cavity« eine kleine Höhle, während sie in ihrer ventralen Partie noch vollständig solid ist, diese Höhle nimmt nun in dem nächstfolgenden Entwicklungsstadium bedeutend an Umfang zu. Um die Verhältnisse der genannten Kopfhöhle gut zu verstehen, muss man sie sowohl auf Längs- wie auf Horizontal- und Querschnitten untersuchen. Bei Embryonen mit 50 Somiten findet man dann Folgendes: In diesem Stadium ist der Embryo 8 mm lang, es haben sich vier Kiementaschen angelegt, von welchen die beiden vordersten schon nach außen durchgebrochen sind. Die »Anterior head cavity« liegt vor dem ersten palingenetischen Somit, indem sie dorsalwärts etwas höher hinaufreicht als dieser, liegt sie theilweise auch noch vor dem zweiten palingenetischen Somit, was am deutlichsten an Längsschnitten zu sehen ist (s. Taf. III Fig. 22 und 23), letzterer ist ein Querschnitt durch ein entsprechendes Entwicklungsstadium. Nur in ihrem dorsalen Abschnitt zeigt die »Anterior head cavity« eine Höhle, und so weit diese reicht, besitzen ihre Wände einen deutlich epithelialen Charakter, sie sind aber bedeutend dicker als die drei vordersten palingenetischen Somite, und besonders gilt dies von ihrer vorderen Wand, welche ganz bestimmt mehr als eine Zellenreihe dick ist, dagegen ist es sehr schwierig mit Bestimmtheit zu sagen, ob auch die Hinterwand der »Anterior head cavity« mehr als eine Zellenreihe hoch ist, jedenfalls ist sie bedeutend dicker als die Wände der caudalwärts folgenden Kopfsomite. Ventralwärts, wo die Höhle verschwindet, verlieren die Zellen ihren epithelialen Charakter, sie rücken sehr dicht auf einander, um sich dann in ein Mesenchymgewebe aufzulösen, das die Augenstiele zwischen sich fassend, überall den Raum zwischen Augenblase, Hirnwand und Epidermis ausfüllt (s. Taf. III Fig. 22 und 24), während aus der Zellbrücke, durch welche ursprünglich die Kopfhöhlen von Miss Julia Platt vor der Medullarwand (Infundibulum) mit einander zusammenhängen, das zwischen Epidermis und Vorderhirn gelegene Mesenchymgewebe entsteht. Aus den Wänden der »Anterior head cavity« entwickelt sich also das Mesenchymgewebe und seine Derivate des Vorderkopfes.

Mit dem weiteren Wachsthum des Embryo dehnt sich auch die Höhle der »Anterior head cavity« bedeutend aus, dabei verdünnen sich ihre Wände und werden überall einschichtig, aber die Zellen behalten eine cylindrische, wenn auch niedrige Form und unterscheiden sich dadurch unmittelbar von den drei caudalwärts folgenden palingenetischen Kopfsomiten, deren Wände aus viel mehr abgeplatteten Zellen bestehen. Auch die ventrale Wand der Anterior head cavity, welche immer noch bedeutend dicker als die andere ist, wird mehr begrenzt, indem sie sich allmählich schärfer von dem umgebenden Mesenchymgewebe abschnürt.

Die »Anterior head cavity« ändert jetzt mehr und mehr ihren Platz in Beziehung zu dem ersten palingenetischen Somit. Ursprünglich v o r diesem gelegen, rückt sie jetzt an die laterale Seite desselben (s. Taf. III Fig. 25), und indem das zweite palingenetische Somit lateralwärts weiter reicht als das erste, kommt die Anterior head cavity jetzt theilweise auch v o r das zweite palingenetische Somit zu liegen (vgl. hierzu Taf. III Fig. 26 und 27). Bei Embryonen von $15^1/_2$—16 mm Länge ist dies schon deutlich der Fall. Bei noch älteren Embryonen (18—20 mm Länge) fangen die Wände der Anterior head cavity an zu proliferiren. Hand in Hand damit verschwindet die ziemlich geräumige Höhle und füllt sich mit losen, neben einander liegenden Zellen, welche den benachbarten Mesenchymzellen durchaus ähnlich sind. Gleichzeitig stülpt die Anterior head cavity die laterale Wand des ersten palingenetischen Somites etwas ein und kommt dadurch wie in eine Nische dieser Wand zu liegen, dies ist am deutlichsten auf Horizontalschnitten zu sehen (Taf. III Fig. 28). Dadurch erklären sich die sonderbaren Bilder, welche man auf Longitudinalschnitten zu sehen bekommt (s. Taf. III Fig. 29), wo die Anterior head cavity lateral und medial von dem ersten palingenetischen Somit umfasst erscheint. Bei Embryonen, die eine Länge von 22 mm erreicht haben, ist die Anterior head cavity vollständig solid geworden und, indem zu gleicher Zeit die Wandzellen allmählich ihren epithelialen Charakter verlieren und sich in ein dem Mesenchymgewebe vollkommen ähnliches Gewebe verwandeln, verschwindet Hand in Hand damit auch die Anterior head cavity als selbständiges Gebilde. Bis zum oben genannten Entwicklungsstadium ist sie aber noch deutlich erkennbar, sie liegt dann nicht mehr in einer Nische in der Mitte des lateralen Randes des ersten palingenetischen Somites, sondern sie ist jetzt ganz an das hintere Ende dieses Randes gerückt, gesagter Rand selbst ist

nun auch wieder ganz gerade geworden. Obgleich dem ersten palingenetischen Somit unmittelbar anliegend, ist sie doch deutlich von diesem abgegrenzt, man kann sich hiervon leicht sowohl auf Quer- wie auf Längs- und Horizontalschnitten überzeugen (s. Taf. IV Fig. 30).

Fassen wir die erhaltenen Resultate kurz zusammen, so ergiebt sich Folgendes: In ganz jungen Entwicklungsstadien streckt sich der embryonale Urdarm als ein breiter, solider Zellstrang unterhalb des Theiles des Gehirns, welcher dem späteren Zwischenhirn entspricht, bis zum Neuroporus aus, mit dessen ventraler resp. vorderer Wand er kontinuirlich zusammenhängt. Schon sehr frühzeitig gliedert sich dieser solide Zellstrang, indem er sich von dem Neuroporus zurückzieht, in drei Partien, eine mittlere und eine bilaterale, die sich caudalwärts hinter dem Zwischenhirn unmittelbar in die Urdarmwand resp. in das aus der Urdarmwand sich anlegende vorderste palingenetische Somitenpaar und die Querbrücke, welche dies Paar verbindet, fortsetzen, und vor dem Zwischenhirn mit einander in direktem Zusammenhang bleiben. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich die axiale Partie dieses Zellstranges mit dem Theil des embryonalen Urdarmes vergleiche, aus welchem weiter caudalwärts Chorda und Darm entstehen und die paarigen Partien dieses Stranges als Anlagen der paarigen Mesoblastplatten betrachte. Die axiale Partie bildet sich, für so weit sie unter dem Zwischenhirn liegt, vollständig zurück, dadurch kommt dieser Hirntheil, der in ganz jungen Entwicklungsstadien durch eine unmittelbare Fortsetzung des embryonalen Urdarmes von der Epidermis getrennt war, jetzt unmittelbar auf die Epidermis zu liegen. Die paarigen Partien schnüren sich in den späteren Perioden der Entwicklung caudalwärts jederseits vollständig von dem ersten palingenetischen Somit ab, in ihrem hinteren Abschnitt erhalten sie eine geräumige Höhle, welche jener der drei vordersten palingenetischen Kopfsomite durchaus ähnlich ist. Aus ihren Wänden entstehen keine Muskelfasern, sondern einfach das Mesenchymgewebe resp. das embryonale Bindegewebe des Vorderkopfes. Cranialwärts setzen sich die in Rede stehenden Partien, indem sie sich schon frühzeitig in Mesenchymgewebe auflösen, bis zum Vorderende des Kopfes fort, wo sie mit der vor dem Zwischenhirn gelegenen axialen Partie, welche sich ebenfalls in Mesenchymgewebe aufgelöst hat, konfluiren. Aus alledem kommt

es mir denn auch in höchstem Grade wahrscheinlich vor, dass die in Rede stehenden lateralen Partien, die »Anterior head cavities« von Miss Julia Platt, wirklich einem, wenn auch in Rückbildung begriffenen Mesodermsegmentenpaar entsprechen, und desshalb als vorderstes, palingenetisches Somitenpaar bezeichnet werden können. Ich habe dennoch den Namen »Anterior head cavity« beibehalten, denn thut man dies nicht, bezeichnet man dies Gebilde bei Acanthias als »vorderstes palingenetisches Somit«, dann entsprechen die 1.—9. Kopfsomite van Wijhe's bei Scyllium und Pristiurus nicht mehr den gleichnamigen Urwirbeln bei Acanthias, was einfach Verwirrung stiften kann. Aber zugleich ergiebt sich aus dem, was Acanthias uns lehrt, dass es nicht möglich ist, mit Bestimmtheit anzugeben, wie groß die Zahl der Mesodermsegmente ist, welche im Kopfe eingegangen sind, mit anderen Worten, aus wie viel Urwirbeln der Kopf besteht, denn Alles deutet darauf hin, dass in cranio-caudaler Richtung eine Verkümmerung der Mesodermsegmente des Kopfes stattgefunden hat. Während bei Acanthias noch deutlich die Reste eines vor dem ersten palingenetischen Urwirbel, dem ersten Kopfsomite van Wijhe's, gelegenen Mesodermsegmentes vorhanden sind, zeigen die anderen Selachii, deren Entwicklungsgeschichte uns bis jetzt genauer bekannt ist (Scyllium, Pristiurus, Torpedo), nichts davon. Wie vorn (und hinten) am Kiemenapparat ein Schwinden von Kiementaschen und Kiemenbogen vorkommt, findet auch eine Reduktion von Mesodermsegmenten am vorderen Kopfende statt.

Es ist wohl nicht zweifelhaft, dass van Wijhe (72) bereits bei Galeus das vorderste rudimentäre Ursegment des Kopfes gesehen hat, welches Miss Julia Platt nachher bei Acanthias entdeckt und ausführlich als »Anterior head cavity« beschrieben hat. »Galeus, — so sagt van Wijhe — von dem ich leider nur ein einziges Stadium besitze, zeigt bei Embryonen aus dem Anfang des Stadium *K* (von Balfour), welche übrigens im Wesentlichen mit denen von Scyllium übereinstimmen, das merkwürdige Verhältnis, dass die nach dem Augenstiel gerichtete Verlängerung des ersten Somites nicht nur persistirt, sondern sogar eine selbständige paarige Höhle vor dem ersten Myotom bildet. Ihre Wände bestehen aus einem hohen, mehrschichtigen Epithelium, eben so wie diejenigen der Visceralbogenhöhlen, während das Epithelium der übrigen noch existirenden Kopfhöhlen

einfach und viel flacher ist. Nur die dem ersten Myotom zugekehrte Wand der erwähnten Verlängerung ist dünn, die Abschnürung hat wohl noch nicht lange stattgefunden. Es wäre interessant, zu erforschen, was beim erwachsenen Galeus aus diesem Gebilde entstanden sein kann, denn dass es arbortire, scheint mir wegen seiner starken Entwicklung im Stadium *K* (von Balfour) nicht wahrscheinlich.«

Ungefähr acht Jahre später wurde das von van Wijhe bei Galeus beschriebene Gebilde von Miss Julia Platt (54, 55) bei Acanthias ebenfalls aufgefunden, von ihr genauer untersucht und als vorderstes Ursegment oder vorderste Kopfhöhle »Anterior head cavity« gedeutet. Ich kann die wichtige Entdeckung dieser hervorragenden amerikanischen Forscherin durchaus bestätigen, weiche aber für das Übrige in mancher Beziehung von ihr ab. Nach Miss Julia Platt wird nämlich der breite dicke Zellstrang, durch welchen sich der Urdarm bis zum vorderen (unteren) Rand des Neuroporus fortsetzt und als indifferente Hypoblastmasse aufgefasst werden muss, in welcher die Mesoblast- und die Chordaanlage noch mit enthalten sind, durch den Theil des embryonalen Gehirns, aus dem das Infundibulum hervorgeht, indem es immer tiefer herabdringt, vollständig in zwei Stücke geschnitten, ein vorderes, welches vor und ein hinteres, welches hinter das Infundibulum zu liegen kommt. Beide Stücke wuchern seitlich. Aus dem vorderen Stück entsteht das von Miss Platt entdeckte vorderste Ursegment, — die Anterior head cavity — ein vorderstes präinfundibulares Somitenpaar, während aus den hinteren Stücken, die gleichfalls eine Höhle erhalten, welche median zusammenfließen, die prämandibularen Kopfhöhlen Balfour's, oder das erste Somitenpaar van Wijhe's, das vorderste palingenetische Urwirbelpaar mit ihrem medianen Verbindungsstück entstehen sollten. Miss Julia Platt ist also das Stadium entgangen, in welchem der herabdringende Hirnboden die genannte Hypoblastmasse, in welcher die Anlage des mittleren Keimblattes und der Chorda noch mit enthalten ist, in drei Stücke, ein axiales und ein paariges (bilaterales) gegliedert hat. Die Stadien folgen einander auch so schnell auf, dass dies leicht erklärbar ist.

Schließlich will ich noch erwähnen, dass in demselben Jahr und ganz unabhängig von Miss Julia Platt, auch Zimmermann (77) das vorderste Ursegment bei Acanthias entdeckte: »Über die Kopfsomite — so sagt ich — vermag ich vorläufig nur wenig zu sagen, sicher ist, dass vor dem ersten van Wijhe'schen Somite bei Acanthias

noch ein solches vorhanden ist, das von jenem deutlich getrennt und eine geräumige, etwas in die Länge gezogene Höhle besitzt.«

Erstes palingenetisches Somit. Die Entwicklungsgeschichte des ersten palingenetischen oder des präoralen Kopfsomites hat VAN WIJHE sehr genau beschrieben und ich kann seine Angaben vollkommen bestätigen. Bei Acanthias-Embryonen mit 21—22 Somiten hat sich der erste Kopfurwirbel noch nicht vom Urdarm abgeschnürt, er ist noch ganz solid und Ähnliches gilt von dem Querkanal, welcher das präorale Somit der einen Seite vor dem Urdarm mit dem der anderen Seite verbindet. In diesem Entwicklungsstadium besteht also die Anlage des Querkanals, ganz ähnlich wie bei Embryonen mit 15—16 Somiten (Taf. III Fig. 19), einfach aus einer gänzlich indifferenten Zellmasse, welche noch kontinuirlich mit dem embryonalen Urdarm zusammenhängt, dorsal- resp. caudalwärts sich ununterbrochen in die Chorda fortsetzt und ventralwärts bei × so innig mit der Epidermis zusammenhängt, dass hier die Grenze auch bei Anwendung starker Vergrößerungen nicht nachweisbar ist. Bei solchen Embryonen liegt die Chorda unmittelbar der Darmwand auf. Taf. IV Fig. 31 und 32 sind zwei Schnitte aus einer Längsschnittserie durch einen Embryo mit 33—34 Somiten. In diesem Entwicklungsstadium haben sich bereits drei Kiementaschen angelegt und steht die erste im Begriff nach außen durchzubrechen. Der erste dieser beiden Längsschnitte ist genau axial genommen. Der Querkanal hat hier bereits eine bestimmtere Form erhalten, dorsalwärts setzt er sich aber auch jetzt noch ununterbrochen in die Chordaspitze fort; in seinem mittleren Theil hat er sich noch nicht vom Urdarm abgeschnürt, lateralwärts ist er aber jetzt schon ganz frei, er ist auch nicht mehr völlig solid, sondern zeigt schon hier und da einen sehr kleinen Hohlraum. Das vordere Chordaende liegt nicht mehr der Urdarmwand unmittelbar auf, sondern beide werden von einander durch die inmittelst entstandene Aorta getrennt. Während der Querkanal in seinem mittleren Theil schon hier und dort einen sehr kleinen Hohlraum zeigt, ist er mehr lateralwärts, wo er sich allmählich in das erste palingenetische Somit fortsetzt, noch ganz solid. Der Längsschnitt, von welchem Fig. 32 eine Abbildung giebt, liegt mehr lateralwärts, er geht durch den medialen Theil des präoralen Kopfsomites, das sich jetzt allmählich von der Urdarmwand abgeschnürt hat. Ausgenommen in seinem mittleren Theil, wo es eine kleine Höhlung zeigt, ist das präorale Somit auch jetzt noch ganz solid. Von ihm

gehen bei Acanthias drei Fortsätze ab; der eine *a* verläuft nach hinten, längs der Vorderwand der Visceralhöhle des Kieferbogens, der zweite *b* begiebt sich nach vorn ventralwärts von der Anterior head cavity, der dritte *c* geht dorsalwärts längs der Vorderwand des zweiten palingenetischen Somites, alle drei Fortsätze sind aber sehr winzig. Der zweite Fortsatz *b* ist unzweifelhaft identisch mit dem, welchen VAN WIJHE auch bei Scyllium beschreibt (siehe seine Taf. I Fig. 2 *vv* 69) und von dem er sagt: »das erste oder präorale Kopfsomit schickt eine sich allmählich zuspitzende Verlängerung zum Stiel der Augenblase nach vorn«. Früher glaubte ich, dass diese Verlängerung des ersten Somites VAN WIJHE's bei Scyllium in rudimentärer Form der Anterior head cavity von Miss JULIA PLATT bei Acanthias entspricht; fortgesetzte Untersuchungen haben mir aber gezeigt, dass dies nicht so sein kann. Ob der Fortsatz *a* identisch ist mit dem, welchen ZIMMERMANN (77) bei Pristiurus beschreibt, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, kommt mir aber sehr wahrscheinlich vor. Bei Pristiurus setzt sich nämlich nach dem genannten Forscher nicht allein das zweite, sondern auch das erste VAN WIJHE-sche Somit durch einen schlauchförmigen Fortsatz in den Kieferbogen fort, so dass es nach ihm wahrscheinlich ist, dass im Kieferbogen zwei Visceralbögen stecken. Von den anderen Forschern finde ich diesen Fortsatz nur bei DOHRN (5, pag. 11) erwähnt und zwar ebenfalls bei Embryonen von Pristiurus.

In dem nächstfolgenden Entwicklungsstadium schiebt sich die Aorta zwischen die blinde Kuppe des Urdarmes und den Querkanal, dem zufolge rücken beide von einander (siehe Taf. IV Fig. 33). Der Querkanal selbst wächst, nachdem er sich von der Chorda getrennt hat, dorsalwärts weiter, dadurch kommt die Chordaspitze, welche bei jungen Embryonen an der oberen Wand des Querkanals endigt, jetzt mehr auf die hintere Wand dieses Kanals zu liegen (siehe Taf. IV Fig. 33). In diesem Stadium steht der Mund in Begriff, nach außen durchzubrechen. Bei Embryonen von 8 mm Länge (Embryonen mit 50 Somiten) liegt der Querkanal nirgends mehr dem blinden Vorderende des Urdarmes auf, sondern wird überall von ihm durch die Aorta getrennt. Die Chordaspitze liegt jetzt ungefähr gerade auf dem mittleren Theil der Hinterwand des Querkanals. Die Höhlung in dem Kanal ist in ihrem axialen Theil noch klein und wird durch mehrere Zellbrücken in verschiedene Partien getheilt, lateralwärts vereinigen sich diese kleinen Hohlräume zu einem einzigen großen; in dem Somit selbst ist die Höhlung ebenfalls jetzt

schon recht groß, aber nicht so mächtig wie in dem dritten palingenetischen Somit (bekanntlich ist die Höhlung in dem zweiten palingenetischen Somit außerordentlich groß). Von den drei genannten Verlängerungen, welche von dem präoralen Somit abgehen, ist diejenige, welche längs der Vorderfläche der Kieferbogenhöhle verläuft, noch sehr deutlich (Taf. III Fig. 22 *a*). Sie reicht fast eben so weit ventralwärts als der Kieferbogen selbst, unterscheidet sich aber von diesem dadurch, dass 1) in dem genannten Fortsatz in keinem Stadium der Entwicklung eine Höhle angetroffen wird; 2) dass die Zellen, welche den Fortsatz bilden, unregelmäßig neben einander liegen, während die Zellen, welche die Wände der Visceralbogenhöhlen bilden, einen deutlich epithelialen Charakter besitzen; 3) dass die Zellen des genannten Fortsatzes in mehreren Reihen liegen, während die Wände der Visceral- (Mandibular-)bogenhöhle einschichtig sind. Von den beiden anderen genannten Fortsätzen, welche von dem präoralen Somit abgehen, ist der dorsale verschwunden, indem er sich in ein Mesenchymgewebe aufgelöst hat, während der ventrale Fortsatz der Anterior head cavity von Miss Julia Platt so unmittelbar anliegt, dass die Grenze beider nicht mehr anzugeben ist. Bei Embryonen, welche eine Länge von 10 mm erreicht haben, lässt sich der Fortsatz, welcher der Kieferbogenhöhle parallel verläuft, noch deutlich verfolgen, dann löst er sich in ein Mesenchymgewebe auf. In den nächstfolgenden Entwicklungsstadien nimmt sowohl die Höhlung des Querkanales wie die des Somites bedeutend an Umfang zu, die Chordaspitze stülpt sich gewöhnlich ziemlich tief in die Wand des Querkanales ein, wodurch dieser in seinem axialen Theil oft eine sehr unregelmäßige Höhlung zeigt. Sowohl die Wände des Querkanales wie die des präoralen Somites sind jetzt überall scharf begrenzt und bestehen aus einer einzigen Reihe von Zellen. An dem Somit selbst findet man, dass die Zellen, welche deren vordere und obere Wand bilden, höher als die der hinteren und unteren Wand sind, wenigstens ist dies bei einigen Embryonen der Fall, während bei anderen der Unterschied in der Dicke der Wände viel weniger deutlich hervortritt. Bei solchen Embryonen, wo der genannte Unterschied recht deutlich ist, gilt dies auch für den Querkanal, indem dann die Vorderwand aus Zellen besteht, welche bedeutend dicker als die der Hinterwand sind. Bei Embryonen von 16 mm Länge zeigt die Unterwand des ersten palingenetischen Somites (s. Taf. IV Fig. 34) einen Einschnitt, wodurch so zu sagen zwei Fortsätze entstehen; aus dem hinteren dieser beiden Fortsätze

entwickelt sich der Musculus obliquus inferior, aus dem vorderen der Musculus rectus inferior, während aus dem dorsalen Theil des präoralen Somites der Musculus rectus internus und der Musculus rectus superior sich anlegen. Bei Embryonen aus oben genanntem Entwicklungsstadium bestehen aber die Somitenwände ähnlich wie die des Querkanales überall noch aus einem einschichtigen Epithel.

Bei Embryonen, welche eine Länge von 20 mm erreicht haben, hat die Chordaspitze die Wand des Querkanales so tief eingedrückt, dass der Kanal hier wie vollständig verschwunden erscheint und dass die Chordaspitze jetzt so gut wie unmittelbar der Hirnwand anliegt, man findet dann ein kleineres Stück des Querkanales dorsal und ein größeres Stück ventral von der Chordaspitze, lateralwärts vereinigen sich beide Stücke. Der Querkanal bildet in diesem Stadium einen in dorso-ventraler Richtung hohen, aber sehr platten Schlauch mit sehr engem Lumen, die Wände sind überall nur eine Schicht hoch. Dort, wo der Querkanal sich in das Somit fortsetzt, wird die Höhlung auch bedeutend größer. Die Wände des hinteren Fortsatzes des präoralen Somites haben sich bei Embryonen aus dem in Rede stehenden Stadium durch Proliferation bedeutend verdickt, so dass das Lumen fast vollständig verschwunden ist. Aus dieser Proliferation entsteht, wie schon erwähnt, der Musculus obliquus inferior, er bildet sich also von allen den Muskeln, welche durch den N. oculomotorius innervirt werden, am frühesten, denn der Musculus rectus inferior, wie der Musculus rectus superior und der Musculus rectus internus sind kaum in der Anlage begriffen (Taf. IV Fig. 35).

Bei Embryonen von 22 mm Länge zeigt der Querkanal in seinem axialen Theil noch dasselbe Bild wie bei Embryonen von 20 mm Länge, durch die Chordaspitze, welche fast unmittelbar die Hirnwand berührt, ist seine Wand so tief eingedrückt, dass er auch hier wieder wie in zwei geschnürt ist. Lateralwärts von dieser Partie ist der Querkanal bereits so rudimentär geworden, dass es oft schwierig ist, seine Wände von den umgebenden Zellen zu unterscheiden. Es macht den Eindruck, als ob der Querkanal durch ein Blutgefäß umscheidet werde, bevor seine Wände resorbirt sind; mehr lateralwärts, wo er sich in das Somit fortsetzt, werden seine Wände auch wieder deutlicher. Die Wände des hinteren Fortsatzes des ersten Kopfsomites, aus welchen der M. obliquus inferior entsteht, haben so stark proliferirt, dass das Lumen jetzt fast vollständig verschwunden ist, die Anlagen der Mm. rectus superior, inferior und internus werden deutlicher, aber diese Muskeln sind noch viel weniger weit ent-

wickelt als der M. obliquus inferior. Der Theil der Wände des präoralen Somites, welche nicht für die Anlage von Muskeln dient, besteht noch überall sehr deutlich aus einem einschichtigen, aber sehr niedrigen Epithelium. Auch bei Embryonen von 25 mm Länge ist der Querkanal noch als solcher deutlich erkennbar. Die Chordaspitze beginnt sich jetzt aber schon zurückzubilden, sie drückt den Querkanal nicht mehr so tief ein, dass sie der Gehirnwand anliegt, sondern der Querkanal zeigt nun auch wieder in der Achse eine deutliche Wand und ebenfalls eine deutliche Höhle. Auch hier macht es vollkommen den Eindruck, als ob der Querkanal durch ein Blutgefäß umscheidet wird, bevor es resorbirt wird; hier und dort ist die Wand nicht mehr kontinuirlich, sondern unterbrochen und in dem Lumen des Querkanales liegen Zellen, welche Blutkörperchen durchaus ähnlich sind (Phagocyten!). Die Anlage des M. rectus superior, inferior und internus ist bedeutend fortgeschritten, aber der M. obliquus inferior ist viel weiter entwickelt, das Lumen in den Fortsätzen, aus welchen die drei genannten geraden Augenmuskeln ihren Ursprung nehmen, ist noch ziemlich groß, und in dem übrigen Theil des präoralen Kopfsomites, aus dem keine Muskeln hervorgehen, ist es noch sehr weit.

Bei Embryonen, welche 27 mm lang sind, hat sich die Hypophyse so gut wie vollständig abgeschnürt, sie steht nur noch durch eine solide Zellbrücke mit der Mundhöhle in Zusammenhang. Die Chordaspitze hat sich zurückgebildet und der axiale Theil des Querkanales ist verschwunden. Die Somitenhöhle existirt noch, sie ist zum Theil noch von sehr bedeutendem Umfang. Die Zellen der Somitenwände haben, so weit sie sich nicht an der Entwicklung der Augenmuskeln betheiligen, ihren epithelialen Charakter verloren, sie bekommen eine spindelförmige Gestalt und sind dadurch in nichts von den umgebenden spindel- und sternförmigen Mesenchymzellen zu unterscheiden. Alle Muskeln, welche aus dem präoralen Somit entstehen, sind jetzt zu sehr deutlicher Entwicklung gekommen. — Siehe für die Anlage des M. rectus internus Taf. IV Fig. 36, für die des M. obliquus inferior, M. rectus inferior und zum Theil auch des M. rectus superior Fig. 37, und für die des M. obliquus inferior, besonders aber des M. rectus superior Fig. 38.

Das zweite palingenetische Kopfsomit ist durch seine sehr bedeutende Höhle, welche bekanntlich frei mit der Visceralbogenhöhle — hier der Kieferbogenhöhle — kommunicirt, unmittelbar zu erkennen. Wenn man einen axialen Längsschnitt durch einen Embryo

mit 15—16 Somiten (s. Taf. III Fig. 19) mit einem ähnlichen Schnitt durch einen Embryo mit 21—22 Somiten vergleicht, so findet man, dass, während beim erstgenannten Embryo die basale Hirnwand noch überall dem hier noch nicht differenzirten vorderen Chordaende aufliegt, beim letztgenannten Embryo schon ein ziemlich bedeutender Hohlraum zwischen Chordaspitze und basaler Hirnwand sich gebildet hat. Bei noch älteren Embryonen füllt sich dieser Raum mit embryonalem Bindegewebe (Mesenchymgewebe), das durch Proliferation der medialen und antero-medialen Wand des zweiten palingenetischen Kopfsomites entstanden ist (s. Taf. IV Fig. 31, ein Längsschnitt durch einen Embryo mit 33—34 Somiten). Die Verhältnisse des zweiten palingenetischen Urwirbels werden am deutlichsten bei Untersuchung derselben auf Horizontalschnitten, die also den Kopf durch die bereits entstandene Kopfkrümmung quer getroffen haben. Auf Taf. IV Fig. 39 findet man einen solchen Querschnitt durch einen Embryo mit 21—22 Somiten. Die laterale Wand des zweiten palingenetischen Kopfsomites besteht überall aus einem einschichtigen, sehr niedrigen Cylinderepithelium, die mediale Wand ist ebenfalls einschichtig, aber ihre Zellen sind viel höher, besonders in dem vorderen Theil dieser Wand, wo sie eine kegelförmige Gestalt angenommen haben und mit einander zu alterniren scheinen, so dass es oft sehr schwierig ist, mit Bestimmtheit zu sagen, ob die Wand hier aus einer einzigen oder aus zwei Reihen von Zellen besteht. Der Chorda gegenüber bildet die gesagte Wand einen kleinen soliden Auswuchs, der weiter caudal- resp. dorsalwärts allmählich verschwindet, cranial- resp. ventralwärts der hier noch einen indifferenten Zellstrang bildenden Chorda so dicht anliegt, dass die resp. Grenzen sich verwischen. In diesem Entwicklungsstadium hängt das zweite palingenetische Kopfsomit nach vorn noch mit dem ersten, nach hinten mit dem dritten kontinuirlich zusammen.

Ein Schnitt durch einen Embryo mit 30 Urwirbeln ist auf Taf. V Fig. 45 abgebildet, es ist ein ähnlicher Schnitt wie der von Taf. IV Fig. 39. Die laterale Wand des zweiten Kopfsomites besteht überall deutlich aus einer einzigen Schicht niedriger, cylindrischer, fast kubischer Zellen. Ähnliches gilt auch für den größten Theil der medialen Wand, in dem vorderen Theil derselben und dort, wo diese in die vordere Wand übergeht, hat sie dagegen den Charakter eines einschichtigen Zellblattes verloren, hier ist nämlich ihre Wand mehrschichtig geworden und von derselben spalten sich Zellen ab, die das embryonale Bindegewebe resp. Mesenchymgewebe liefern, wel-

ches den Raum zwischen Chorda und ventraler Gehirnwand allmählich ausfüllt (s. Taf. IV Fig. 31) und sich auch zwischen Chorda und mediale Somitenwand auszubreiten beginnt. Auf mehr dorsal- resp. caudalwärts gelegenen Schnitten kehrt dann das Bild eines soliden Auswuchses wieder, welcher der Chorda gegenüber von der medialen Somitenwand ausgeht, wie dies ein Schnitt durch ein jüngeres Entwicklungsstadium zeigt (s. Taf. IV Fig. 39). Bei Embryonen aus oben genanntem Entwicklungsstadium (Embryonen mit 30 Urwirbeln) hängt das zweite palingenetische Somit in seinem axialen Theil noch mit dem dritten zusammen, aber dies ist nur auf einem einzigen Schnitt der Fall, denn lateral- und medialwärts von dieser Stelle sind beide vollständig frei. Bei Embryonen mit 32—33 Urwirbeln hat sich das zweite palingenetische Somit auch an dieser Stelle von dem dritten abgeschnürt, ob es sich dann aber auch schon vollständig von dem ersten getrennt hat, oder noch durch eine winzige Zellbrücke mit diesem zusammenhängt, ist nicht mit Bestimmtheit zu sagen. Bei nur um etwas älteren Embryonen ist dies ganz bestimmt nicht mehr der Fall.

In den nächstfolgenden Entwicklungsstadien nimmt die Höhlung des zweiten palingenetischen Somites sehr bedeutend an Umfang zu (s. Taf. III Fig. 22, einen Längsschnitt durch einen Embryo von 8 mm Länge [mit 50 Somiten]). Sowohl an solchen Schnitten wie an Querschnitten überzeugt man sich leicht, dass, während sonst die Wände des zweiten Kopfsomites überall sehr dünn sind und nur aus einer einzigen Schicht niedriger Zellen bestehen, die mediale und antero-mediale Wand bedeutend dicker sind, besonders gilt dies von erstgenannter, und weiter findet man, dass die genannten Wände aus mehreren Reihen Zellen bestehen, die nicht wie die der anderen Wände scharf umschrieben sind, sondern kontinuirlich mit dem umringenden Mesenchymgewebe zusammenhängen. Es ist also hauptsächlich die mediale und die antero-mediale Wand, von welchen Zellen sich abspalten, aus denen Mesenchym (Bindegewebe) entsteht, während, so weit ich gefunden habe, eine solche Abspaltung an den anderen Wänden nicht stattfindet; wenigstens nicht in den jüngeren Stadien. Später, wenn die Mesenchymzellen allseitig die Somitenhöhlen umhüllen und sich an ihre Wände inseriren, ist es nicht mehr möglich zu sagen, ob und welchen Antheil die anderen Wände an der Bildung des embryonalen Bindegewebes haben.

Bei Embryonen von 13—14 mm Länge ist die Höhlung des zweiten palingenetischen Kopfsomites noch sehr groß, dieselbe steht noch in vollkommen freier Kommunikation mit der Höhlung des

Kieferbogens. Über der dorsalen Wand des genannten Kopfsomites liegt das Ganglion ciliare mit dem von demselben entspringenden Ramus ophthalmicus profundus. Bei Embryonen von 18 mm Länge, bei einigen schon früher, nämlich schon bei solchen von 16 mm, bei anderen etwas später, fängt die Höhlung des Kieferbogens in ihrem ventralen Abschnitt zu obliteriren an. Gleichzeitig wird die Somitenhöhle sehr stark in cranio-caudaler Richtung komprimirt, und nimmt dabei eine mehr langgestreckte Gestalt an. Das Ganglion ciliare mit dem von ihm abgehenden Ramus ophthalmicus profundus liegt jetzt nicht mehr auf der dorsalen Wand, sondern kreuzt ihren oberen Theil an der medialen Seite (s. Taf. IV Fig. 40, ein Längsschnitt durch einen Embryo von 20 mm Länge). Aus diesem, über dem Ganglion ciliare gelegenen Abschnitt des zweiten palingenetischen Kopfsomites entsteht der M. obliquus oculi superior, der ganze übrige Theil desselben bildet sich später vollständig zurück. Bei solchen Embryonen ist der ventrale Theil der Kieferbogenhöhle schon vollständig solid, ihre Wände sind stark proliferirend und bilden die Anlage des embryonalen Kiefermuskels — Musculus adductor maxillae —. Dorsalwärts hat der Kieferbogen noch eine deutliche Höhlung, dort, wo dieselbe sich in die des Somites fortsetzt, wird sie an ihrer lateralen Seite durch den Ramus maxillaris superior gekreuzt (s. Taf. IV Fig. 41).

Der Theil der Somitenwand, aus welcher sich der genannte Augenmuskel entwickelt, nämlich die obere und laterale Wand, verdickt sich allmählich mehr und mehr, während dagegen die mediale Wand, besonders in ihrem unteren Theil und die hintere Wand so überaus dünn werden, dass sie kaum von dem umgrenzenden Gewebe zu unterscheiden sind. Bei noch älteren Embryonen verschwindet die Somitenhöhle mehr und mehr, ihre Wände liegen jedoch noch in der Fortsetzung derjenigen der früheren Kieferbogenhöhle (siehe Taf. IV Fig. 35). Aus dem oberen vorderen Theil des zweiten palingenetischen Somites entwickeln sich embryonale spindelförmige Muskelfasern — die Anlage des M. obliquus superior (Taf. IV Fig. 38 *m.o.s*), während der untere hintere Theil (Taf. IV Fig. 35 *2ps'*) vollständig verschwindet, an ihrer Stelle findet man dann ein Gewebe, welches sich in nichts von dem umgebenden embryonalen Bindegewebe unterscheidet. Aus dem oberen Theil der Wände der Kieferbogenhöhle entwickelt sich ein gesonderter Muskel, den Vetter (68) in seinen sehr genauen Untersuchungen über die Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Fische beschrieben hat (siehe seine Taf. XIV

Fig. 3 und Taf. XV Fig. 6 *add.β*) und nach ihm am passendsten als M. levator labii superioris zu bezeichnen ist; doch ist die Deutung dieses Muskels, wie er ausdrücklich hervorhebt, nur auf Wahrscheinlichkeiten gestützt und noch unsicher.

Das dritte palingenetische Somit. Bei Embryonen, bei welchen sich 21—22 freie Urwirbel angelegt haben, finde ich für das erste Mal in dem dritten palingenetischen Somit eine deutliche, wenn auch nur noch spaltförmige Höhle. In diesem Entwicklungsstadium hängt, wie gesagt, der genannte Urwirbel noch, sowohl mit dem vor ihm gelegenen zweiten, wie mit dem hinter ihm gelegenen vierten palingenetischen Somit kontinuirlich zusammen. Sowohl die laterale Wand — die Somatopleura — wie die mediale Wand - die Splanchnopleura — des in Rede stehenden Somites sind beide einschichtig. Auf Taf. V Fig. 42 findet man die Abbildung eines Querschnittes durch den dritten palingenetischen Urwirbel eines Embryo mit 24—25 Somiten. Die Urwirbelhöhle ist deutlicher sichtbar geworden. Die Splanchnopleura, welche bei Embryonen mit 21—22 Somiten noch einschichtig war, zeigt sich jetzt als ein mehrschichtiges Zellblatt. Auf welche Weise sich diese Umwandlung vollzogen hat, kann ich nicht sagen. Bei Embryonen mit 33—34 Somiten hat der dritte palingenetische Urwirbel vollständig von dem cranial vor ihm gelegenen zweiten sich abgeschnürt, dagegen hängt er mit seiner hinteren Wand noch kontinuirlich mit der Vorderwand des vierten zusammen. Von der Stelle, wo diese beiden palingenetischen Somite (das dritte und vierte) an einander grenzen, geht ein dicker, solider Zellstrang ab, der sich unmittelbar in die Wand der zweiten Visceralbogenhöhle — die Hyoidbogenhöhle — fortsetzt. Wenn man Embryonen aus dieser Entwicklungsperiode auf Querschnitten untersucht (siehe Taf. V Fig. 43), so überzeugt man sich leicht, dass die Somatopleura ein einschichtiges Blatt geblieben ist, während die Splanchnopleura nicht allein mehrschichtig ist, sondern auch die die Somitenhöhle begrenzenden Zellen dieser Schicht noch deutlich ihren epithelialen Charakter behielten und die medialwärts von diesen gelegenen Zellen sich in ein mesenchymähnliches Gewebe umzubilden angefangen haben.

In dem jetzt folgenden Entwicklungsstadium beginnt sich das genannte mesenchymähnliche Gewebe allmählich mehr und mehr aufzulockern und sich nach allen Richtungen hin auszubreiten, wodurch die mediale Somitenwand wieder mehr und mehr der lateralen ähnlich erscheint. Bei Embryonen von 8 mm Länge. — Embryonen mit 50 Somiten — ist das schon größtentheils der Fall, noch deut-

licher aber bei Embryonen von 10 mm Länge, wie Taf. V Fig. 44, ein Querschnitt durch einen solchen Embryo, zeigt.

Mit seinem hinteren Rand setzt sich der dritte palingenetische Urwirbel in das Mesenchymgewebe der Labyrinthregion, welches aus dem vierten entsteht, unmittelbar fort; hier bleibt seine Wand auch mehr als eine Zellenreihe dick, sonst ist sie überall nur einschichtig. Bei Embryonen von 8 mm Länge besitzt das in Rede stehende Somit schon ein ziemlich großes Lumen, es hat jetzt die Gestalt eines langen, unregelmäßigen Viereckes, zwischen Trigeminus und Facialis und zwar an der medialen Seite beider genannten Nerven gelagert (siehe Taf. III Fig. 22, einen Längsschnitt durch einen Embryo aus dieser Entwicklungsperiode).

Sobald die Embryonen eine Länge von 15—16 mm erreicht haben, beginnt die hintere und untere Wand des dritten palingenetischen Somites allmählich sich deutlich zu verdicken, gleichzeitig nehmen hier ihre Zellen eine mehr spindelförmige Gestalt an, sein Vorderende liegt jetzt schon vor dem Nervus trigeminus (s. Taf. IV Fig. 34).

Bei Embryonen von 18—19 mm Länge ist die Höhle des Somites immer noch sehr groß, während es dem Auge näher und näher rückt, und bei Embryonen von 20 mm Länge liegt es nicht mehr zwischen Facialis und Trigeminus, sondern mit seinem hinteren Theil an der medialen Seite des letztgenannten Nerven und mit seinem vorderen Theil vor diesem Nerven. Während die Zellen seiner vorderen und oberen Wand noch deutlich ihren epithelialen Charakter bewahrten, haben sich jene der hinteren Wand und die des hinteren und mittleren Theiles der unteren Wand schon deutlich in embryonale Muskelfasern umgebildet, in lange spindelförmige Zellen, die jetzt immer deutlicher von den spindelförmigen Bindegewebszellen zu unterscheiden sind, indem die erstgenannten nicht allein viel dichter gehäuft liegen, sondern theilweise auch schon deutlich, besonders bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen eine quergestreifte Struktur zeigen (s. Taf. IV Fig. 35). Am medialen Theil der hinteren Wand dieses Somites tritt der Nervus abducens ein. Bei Embryonen von 22 mm Länge beginnt die Somitenhöhle allmählich mehr und mehr zu verschwinden, alle Zellen bilden sich in spindelförmige Muskelfasern um, nur in dem medialen Theil der vorderen Partie ist noch eine Höhle vorhanden, sonst ist sie überall verschwunden. Das genannte Somit ist jetzt von hinten nach vorn und außen gerichtet, seine laterale Seite kreuzt den unteren Theil des zweiten palinge-

netischen Somites. Mit seinem vorderen Ende hat es jetzt schon die hintere Wand der Augenblase erreicht und dort, wo es das zweite palingenetische Somit kreuzt, ragt es mit seiner vorderen Spitze noch etwas weiter nach vorn als das zweite Somit. Bei Embryonen von 24—25 mm Länge haben sich die Wände des dritten Kopfsomites vollständig in embryonale Muskelfasern umgebildet, aus ihm ist ein Muskel entstanden, der Musculus rectus externus, der von innen nach oben und außen verläuft und medialwärts von dem Trigeminus längs der Hinterwand des Auges nach vorn und außen wächst (s. Taf. IV Fig. 37 und 38).

Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich also, dass ich die von VAN WIJHE bei Scyllium und Pristiurus erhaltenen Resultate, was die drei vordersten palingenetischen Kopfsomite betrifft, für Acanthias vollständig zu bestätigen vermag. Für die Litteratur kann ich also einfach auf die kritischen und zusammenfassenden Arbeiten von GEGENBAUR (15), FRORIEP (12, 13), RABL (57) und KUPFFER (40, 41) verweisen. Zu einer von allen andern Untersuchern abweichenden Ansicht ist KUPFFER (43) gelangt; er ist der Meinung, dass es sich bei den von BALFOUR bei Selachiern entdeckten Gebilden am Kopfe, die seitdem als prämandibulare und mandibulare Kopfhöhlen bezeichnet werden, bei Petromyzon weder um Visceralbogenhöhlen noch um Somite handelt, sondern um rudimentäre Kiementaschen, die als paarige Divertikel des vordersten dorsalen Darmabschnittes entstehen, welcher sich danach von der Wand des definitiven Vorderdarmes abschnürt. Nach ihm kommen bei Petromyzon (Ammocoetes) drei präorale Darmtaschen vor, die er als rudimentäre Kiementaschen deutet, und welche nach der Abtrennung des präoralen Darmes durch ein gemeinsames Mittelstück, quer über die Medianebene hinweg, unter dem Vorderende der Chorda verbunden bleiben. Diese präorale Darmtasche schwindet übrigens bald vollständig, und alle Augenmuskeln des Ammocoetes sollen nach KUPFFER aus den zwei vordersten präoralen Visceralbögen, nämlich aus dem Trabecular- und Mandibularbogen entstehen. Ich denke, dass Prof. v. KUPFFER, wenn er auch Selachii untersucht, sich bald überzeugen wird, dass die sechs Augenmuskeln aus den drei vordersten palingenetischen Kopfsomiten ihren Ursprung nehmen, dass es sich hier nicht um rudimentäre Kiementaschen handelt, und dass die Visceralbögen sich an der Anlage der Augenmuskeln gar nicht betheiligen.

Über die drei hinteren palingenetischen und die vier cänogenetischen Urwirbel, sowie über die Entwicklung der segmentalen Hirnnerven hoffe ich später zu berichten, denn hierüber sind meine Untersuchungen noch nicht abgeschlossen.

IV. Über die Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans und des Geruchsnerven.

Am Vorderende des Embryo biegt sich bekanntlich die Medullarplatte in die Epidermis um, diese Stelle habe ich als »Riechplatte« bezeichnet. Der embryonale Urdarm reicht, wie wir gesehen haben, in jungen Entwicklungsstadien bis zu dieser Stelle und hängt hier sowohl mit der Medullarwand, wie mit der Epidermis kontinuirlich zusammen; sowohl auf Längs- wie auf Querschnitten kann man sich davon mit aller Deutlichkeit überzeugen. Fängt nun auch hier die Medullarwand sich zu schließen an, dann schnürt sie sich an diesem Orte nicht von der Epidermis ab, sondern bleibt mit ihr verbunden. Aus dieser Partie, aus dem unteren resp. vorderen Theil des Neuroporus also, entsteht das Geruchsorgan. Über dieser Stelle schließt sich die Medullarrinne, der obere oder hintere Theil des Neuroporus in gewöhnlicher Weise. Bei jungen Embryonen hängt die Medullarwand auf einer ziemlich großen Strecke mit der Epidermis zusammen, später verkürzt sich diese Verbindungsbrücke bedeutend und aus dem übrigbleibenden Theil derselben entsteht der Riechnerv und das Riechorgan.

In jungen Entwicklungsstadien bildet der Neuroporus eine lange, schlitzförmige Öffnung, die sich erst allmählich schließt, selbst bei Embryonen mit 21 Somiten ist er noch nicht vollständig geschlossen, wohl aber bei solchen mit 23 Urwirbeln; die Schließung findet also bei Embryonen mit 22 Somiten statt, doch kommen kleine Schwankungen vor. Auch dann, wenn der Neuroporus sich geschlossen hat, bleibt er in seinem vorderen (unteren) Theil immer noch dadurch leicht erkennbar, dass hier, wie gesagt, die Epidermis nicht von der Medullarwand sich abschnürt, sondern mit ihr kontinuirlich verbunden bleibt. Diese Verbindungsbrücke hat eine dreieckige Gestalt, die Basis des Dreiecks ist caudalwärts, die Spitze dem Vorderende des Kopfes zugekehrt. Überall wo Epidermis und Medullarwand zusammenhängen und besonders an der breiteren Stelle, findet man kleine glänzende gelbe Pigmentkügelchen, sowohl in den Zellen der Epidermis, wie in den peripheren Zellen der Gehirnwand. Auf Taf. V Fig. 47 und 48 sind zwei Querschnitte durch einen Embryo mit

33—34 Somiten abgebildet. Der Schnitt, welchen Fig. 47 vorstellt, liegt am meisten cranialwärts, i. e. dem Vorderende des Embryo genähert. Medullarwand und Epidermis hängen hier nur durch eine schmale Zellbrücke zusammen, noch mehr dem Vorderende zu schnürt sich die Epidermis von der Medullarwand ab und noch weiter cranialwärts schiebt sich das aus der »Anterior head cavity« entstandene Mesenchymgewebe zwischen Epidermis und Hirnwand ein. Weiter caudalwärts wird die Verbindungsbrücke allmählich breiter, wie Fig. 48 zeigt. Über die ganze Verwachsungsstrecke bildet die Epidermis ein mehrschichtiges, hohes Epithel, welches 34—36 μ dick ist, nach der Umgebung verdünnt es sich aber und sinkt hier zu einer Dicke von 10—12 μ herab. — In dem nächstfolgenden Entwicklungsstadium gliedert sich diese Verbindungsbrücke in drei Theile, einen axialen und einen bilateralen. Ersterer, welcher dem Vorderende des Kopfes am meisten genähert liegt, verschwindet später vollständig, aus letzterem entwickelt sich das paarige Geruchsorgan und der paarige Geruchsnerv. Betrachten wir zuerst den axialen Zusammenhang zwischen Epidermis und Medullarwand. Bei Embryonen mit fünf angelegten Kiementaschen, von welchen die drei vordersten schon nach außen durchgebrochen sind, und die eine Länge von 10 mm haben und 57—60 Urwirbel besitzen, ist die in Rede stehende axiale Verbindungsbrücke gewöhnlich noch nicht vollkommen verschwunden, sie ist aber sehr schmal und kurz und nur auf einem, höchstens auf zwei Schnitten zu sehen, es kommt aber auch vor, dass sie bei Embryonen aus oben genanntem Entwicklungsstadium sich schon vollständig zurückgebildet hat. Auf Taf. V Fig. 49 ist der genannte axiale Verbindungsstrang zwischen Epidermis und Medullarwand bei einem Embryo von $9^1/_2$ mm Länge abgebildet. Eigenthümlich verhalten sich an dieser Stelle die tiefsten Zellen der Epidermis, sie zeigen sich nämlich hier in ähnlicher Weise angeordnet, wie an einer Hautsinnesknospe (*x* auf Taf. V Fig. 49).

So lange die axiale Verbindungsbrücke deutlich vorhanden ist, bleibt die Epidermis über ihr sehr hoch; so misst sie z. B. bei einem Embryo von 8 mm Länge (mit 50 Somiten) 40 μ, fast eben so hoch ist die Epidermis mehr lateralwärts, wo aus den beiden lateralen Verbindungsbrücken der Geruchsnerv und die Riechgrube entstehen. Hier wie dort liegen die Kerne der Epidermiszellen in 3—4 Reihen angeordnet, aber die Zellgrenzen sind nicht zu unterscheiden. Bei einem Embryo von 10 mm Länge, bei welchem die axiale Verbindungsbrücke zu verschwinden im Begriff stand, war die Epidermis über

ihr schon bedeutend dünner geworden und nur 20—22 μ hoch und der letzte Rest der Hautsinnesknospe war hier noch eben zu sehen. Schon bei etwas älteren Embryonen weicht die Epidermis an der Stelle, wo früher die axiale Verbindungsbrücke lag, in nichts mehr von der umringenden Epidermis ab, hier wie dort misst sie nur 10—12 μ, der ursprüngliche Ort ist aber noch immer daran zu erkennen, dass die Epidermiszellen hier überaus reich an den schon erwähnten kleinen gelben Pigmentkügelchen sind, die man auch noch bei viel älteren Embryonen antrifft. Sobald die axiale Verbindungsbrücke verschwunden ist, drängt sich das aus der »Anterior head cavity« entstehende Mesenchymgewebe auch an genannter Stelle zwischen Epidermis und Medullarwand ein.

Während also die axiale Verbindungsbrücke allmählich vollständig resorbirt wird, bleibt jederseits und etwas caudalwärts von dieser Stelle, die Epidermis mit der Medullarwand in continuo verbunden. Bei gut konservirten Embryonen und bei Anwendung starker Vergrößerungen sieht man hier an bestimmten Stellen, besonders dort, wo sich später der Riechnerv bilden wird, zarte Plasmabrücken von der Hirnwand in die Epidermis ausstrahlen (s. Taf. V Fig. 50). Bei jungen Embryonen liegt die Anlage des Geruchsorgans der einen Seite jenes der andern sehr nahe, in den spätern Entwicklungsstadien rücken sie allmählich weiter aus einander. Sobald die Embryonen eine Länge von 10—12 mm erreicht haben, fängt die Epidermis, welche die Anlage der Riechgrube bildet, an sich flach muldenförmig einzustülpen, indem sie sich gleichzeitig sehr beträchtlich verdickt und selbst bis zu 80 μ hoch wird. Der Riechnerv fehlt aber bis zu diesem Entwicklungsstadium noch vollständig und erst bei Embryonen, welche eine Länge von $13^1/_2$—14 mm erreicht haben, beginnt er sich anzulegen. Bis zu dieser Periode liegt die Riechgrube der Medullarwand immer noch unmittelbar an, dies ist auch jetzt noch größtentheils der Fall, aber mit ihrem medialen Rand fängt sie jetzt an sich von der Gehirnwand zurückzuziehen, bleibt aber mit ihr durch einen kurzen, dicken Zellstrang kontinuirlich verbunden. Dieser Zellstrang bildet die Anlage des Nervus olfactorius, aber es ist nicht möglich zu sagen, welchen Antheil die Epidermis und welchen das Gehirn an der Anlage der Riechnerven nimmt, denn er entsteht aus dem letzten Rest des kontinuirlichen Zusammenhanges von Epidermis und Medullarwand, welcher von Anfang an bestanden hat (s. Taf. V Fig. 51).

In den nächstfolgenden Entwicklungsstadien bleibt die Riechgrube

immer noch eine flache, muldenförmige Einstülpung der Epidermis, die sich an dieser Stelle überaus verdickt hat und hier selbst bis 100 μ hoch wird. Die Epidermiszellen selbst zeigen zahlreiche Mitosen, und diese liegen alle fast ausschließlich in den peripheren Schichten. Der Riechnerv ist noch ein sehr kurzer, aber ziemlich dicker, feinfaseriger Strang, der eben so kontinuirlich mit der Gehirnwand wie mit der Basis der Riechgrube zusammenhängt. Bei Embryonen von 16 mm Länge, noch deutlicher aber bei solchen von 18—20, schiebt sich von allen Seiten Mesenchymgewebe zwischen Medullarwand und basale Nasengrubenwand ein, und in demselben Grade als beide sich von einander entfernen, nimmt natürlich der Riechnerv an Länge zu. Die Riechgrube bildet jetzt eine sehr tiefe, grubenförmige Einstülpung, Hand in Hand mit diesem Process verdünnt sich die Epidermis derselben wieder bedeutend, denn sie beträgt jetzt nicht mehr als 56—60 μ. Der Riechnerv ist zu einem dicken, zellig-faserigen Strang geworden, der zahlreiche Mitosen zeigt, mit seinem peripherischen Ende setzt er sich so allmählich in die basale Riechgrubenwand fort, dass es unmöglich zu sagen ist, wo der eine anfängt und der andere aufhört. Centralwärts hängt er durch einige wenige, äußerst zarte Nervenfibrillen mit dem Gehirn zusammen (s. Taf. V Fig. 52). Eine Unterbrechung des kontinuirlichen Zusammenhanges zwischen Medullarwand und Riechnerv kommt also in keinem Entwicklungsstadium vor. Während die Riechgrube bei Embryonen bis zu einer Länge von 22 mm immer noch eine tiefe schlauchförmige Einstülpung ist, fangen jetzt ihre Ränder an, etwas gegen einander zu wachsen, dadurch nimmt sie jetzt mehr die Gestalt eines Blindsackes an, der mittels einer jetzt noch sehr weiten, allmählich aber sich verengenden Öffnung — die (äußere) Nasenöffnung — frei nach außen mündet. Das Epithelium an der basalen Wand misst jetzt nicht mehr als 40 μ. Bei Embryonen von 27—28 mm Länge beginnt die Basis der Riechgrube sich in Falten zu legen — die erste Anlage der Riechfalten. Der Riechnerv zeigt sich immer noch als ein dicker, zellig-faseriger Strang, der durch ein Bündel äußerst zarter Nervenfibrillen mit dem Gehirn zusammenhängt und mit breiter Basis sich der basalen Riechgrubenwand anlegt, beide gehen hier auch jetzt noch so unmittelbar in einander über, dass es unmöglich bleibt zu sagen, wo der eine aufhört und die andere anfängt.

Zwischen Embryonen von 28 mm bis 50 mm besitze ich keine Zwischenstadien. Bei letztgenannten zeigt die Riechgrube schon sehr

zahlreiche Falten (s. Taf. V Fig. 53). Das Epithelium, welches die Falten bekleidet, ist jetzt nicht höher als 24—28 μ. Zwischen den Falten strahlt der Nervus olfactorius mit dünnen Bündeln feinster Fibrillen aus; wie die peripherischen Enden dieser Fibrillen zu dem Epithelium sich verhalten, ist wohl ohne Anwendung der Golgi'schen Methode nicht auszumachen. Der Riechnerv selbst bildet jetzt einen mächtigen, dicken Strang, seine mediale Partie ist sehr feinfaserig, äußerlich von einem sehr dicken, aus zahlreichen Zellen und spärlichen Fasern bestehenden Mantel umgeben. — Bei Embryonen von 50 mm hat sich der Riechnerv noch nicht in einen Tractus olfactorius und in einen Bulbus olfactorius differenzirt, beide entstehen also erst sehr spät.

Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich also, dass (abgesehen von dem Sehnerven) der Nervus olfactorius sich in seiner Entwicklung auffallend von der aller anderen Hirnnerven unterscheidet; er zeigt einen ganz eigenen Typus und dokumentirt sich als ein von allen übrigen abweichender Hirnnerv.

Bereits in seiner grundlegenden Arbeit über das Kopfskelet der Selachier hat Gegenbaur (14) ausdrücklich betont, dass der innerhalb der Schädelhöhle liegende Theil des Olfactorius als ein vom Vorderhirn differenzirter Abschnitt erscheint, der seine Natur als Centralorgan unter keinen Umständen aufgiebt, somit nicht als peripherischer Nerv angesehen werden kann. Weder in den einzelnen Fädchen noch in ihrem Komplexe bieten nach ihm die Riechnerven einen Anhaltspunkt zur Vergleichung mit Spinalnerven, und demnach sind diese Nerven auch nicht auf Wirbel zu beziehen.

Von allen Gehirnnerven ist die Anlage des Nervus olfactorius am schwierigsten zu verstehen. Milne Marshall (47) hat ihn in seiner Entwicklungsgeschichte zuerst genauer untersucht, und zwar an Embryonen von Knochenfischen (Salmen, Forelle), Amphibien (Axolotl, Frosch), Reptilien (Eidechsen, Schildkröten) und beim Hühnchen, und er kam zum Resultat, dass »the olfactory nerve develops in precisely the same way as the cranial (segmental) nerves«. John Beard (3) kommt zu einem ähnlichen Schluss: »so far as my researches go — so sagt er — they only confirm his (nämlich Milne Marshall's) statement«. Für den Salmen glaubte auch ich entwicklungsgeschichtlich nachweisen zu können (26), dass der Nervus olfactorius eben so gut wie die hinteren Wurzeln der anderen (dorsalen) Gehirn- und Spinalnerven aus der dorsalen Fläche des Gehirns

und des Rückenmarks herauswächst. Die Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans und des Geruchsnerven bei den Selachiern, wo die Verhältnisse jedenfalls viel verständlicher sind als bei den Knochenfischen mit ihrer soliden Gehirnanlage, macht es aber im höchsten Grade wahrscheinlich, dass wir bei der Beschreibung der Anlage des Geruchsorgans bei letztgenannten auf falsche Bahn gekommen sind, so dass erneuerte Untersuchungen sehr wünschenswerth sind. Wohl hat HOLM (34) in einer vor Kurzem erschienenen Arbeit die Entwicklung des Riechorgans bei den Knochenfischen einer erneuerten Untersuchung unterworfen, aber gerade die jüngsten Stadien, die für die Entscheidung der so schwierig zu verstehenden Anlage des Geruchsnerven die wichtigsten sind, hat er nicht genauer geprüft. »The first indication of the development of the organ in embryos of 28 to 30 days, is — nach ihm — given by the appearance of two thickened spots in the ectoderm, laterally, on the ventral part of the head, a little forward of the eye.« Ob und in wie weit der Neuroporus sich auch hier an der Entwicklung des Geruchsnerven und des Geruchsorgans betheiligt, wird auch bei den Knochenfischen jetzt genauer zu untersuchen sein, wenn es auch zu erwarten ist, dass die Untersuchung hier mit überaus großen Schwierigkeiten zu kämpfen haben wird.

Für die Selachii hat VAN WIJHE (71) zuerst nachgewiesen, dass sowohl Riechorgan als Riechnerv beide aus dem Neuroporus entstehen. »Die Richtigkeit — so sagt er — der GEGENBAUR'schen Ansicht, nach welcher Opticus und Olfactorius vor den Kopfsegmenten liegen, steht bei mir fester als je. Ich finde, dass der Olfactorius zu Anfang von BALFOUR's Stadium *I* noch nicht vorhanden ist; er tritt erst zu Anfang der Periode *J* auf, wann die vierte Kiementasche schon angelegt, aber noch keine nach außen durchgebrochen ist. Das Riechorgan und der Nerv entstehen beide aus dem vorderen Neuroporus. Der Olfactorius entwickelt sich nicht aus der Nervenleiste, denn er tritt in einer Periode auf, wann dieselbe im Kopfe schon längst geschwunden ist; auch ist er von Anfang an mit der Haut in Verbindung und unterscheidet sich durch diese zwei Merkmale von allen übrigen dorsalen Nervenwurzeln.«

Für Acanthias habe ich diese Mittheilung VAN WIJHE's vollkommen bestätigen können. Kurz nach der Erscheinung meiner vorläufigen Mittheilung über die Entwicklung des Selachierkopfes (32) hat HOLM (33) auch die Anlage des Geruchsorgans bei Torpedo beschrieben. HOLM hat die jüngsten Entwicklungsstadien nicht

untersucht und die Mittheilung van Wijhe's hat er übersehen. Für die späteren Stadien stimmen die von ihm bei Torpedo erhaltenen Resultate mit denen überein, welche ich für Acanthias beschrieben habe. Auch nach ihm existirt von Anfang an ein kontinuirlicher Zusammenhang zwischen Gehirnwand und Riechorgan. »Balfour — so sagt er — supposes the nerve to grow from the lobe towards the olfactory organ, but it seems more probable that during the process of separation of the brain from the organ some of the connecting cells elongate, send out fibres, and thus form a beginning of an olfactory nerve or ganglion, so that a kind of connection always exists from the very first.«

Durch die berühmten Untersuchungen von Max Schultze (Über den Bau der Nervenschleimhaut) wissen wir, dass das Riechepithelium der verschiedenen Wirbelthierklassen aus zwei Arten von Elementen besteht, den bipolaren, wahrscheinlich mit den Olfactoriusfasern zusammenhängenden Riechzellen und den zwischen diesen eingelagerten Stützzellen. Eine Reihe von Untersuchungen von Golgi, Ramón y Cajal, van Gehuchten und Martens, von Brunn, von Kölliker und Retzius haben die genannte Thatsache nicht allein festgestellt, sondern zugleich auch nachgewiesen, dass die Olfactoriusfasern eigentlich die centralen Fortsätze der Riechzellen sind, die sich in den Glomeruli olfactorii verästeln, um dort mit freien Enden zu endigen (s. Retzius, Die Riechzellen der Ophidier in der Riechschleimhaut und im Jacobson'schen Organ. in: Biologische Untersuchungen. N. F. VI. 1895).

V. Mund und Hypophyse.

Die Anlage des Mundes und die Entwicklung der Hypophyse sind zwei Processe, die so eng mit einander verknüpft sind, dass beide gemeinschaftlich behandelt werden müssen. In jungen Entwicklungsstadien, bei Embryonen mit vier, sechs und acht (freien) Somiten, streckt sich bekanntlich der Urdarm bis zur vordersten Spitze des Embryo aus, und hier liegen die beiden primären Keimblätter so dicht auf einander und sind ihre Grenzen so wenig scharf, dass es nicht möglich ist, mit Bestimmtheit zu sagen, ob dieselben an genannter Stelle verlöthet sind oder einfach an einander liegen, höchst wahrscheinlich ist Ersteres der Fall (s. Taf. V Fig. 54 bei ×);

In den nächstfolgenden Entwicklungsstadien verwandelt sich das blindgeschlossene Kopfende des embryonalen Urdarmes in einen

breiten soliden Zellstrang; was aus diesem Zellstrang wird, haben wir schon früher bei der Beschreibung der Entwicklungsgeschichte der »Anterior head cavity« gesehen. Betrachten wir jetzt noch einmal Taf. III Fig. 19, einen tangentialen Längsschnitt durch einen Embryo mit 15 Somiten; die Hypophyse fehlt hier noch vollständig, die Stelle, wo sie sich später anlegen wird, ist aber doch jetzt schon mit vollkommener Schärfe anzugeben, nämlich unterhalb der Anlage des Verbindungsstranges, durch welchen der erste palingenetische Somit der rechten Seite mit dem der linken zusammenhängt, bei ×; an dieser Stelle liegen, auch auf dem axialen Längsschnitt, die beiden primären Keimblätter einander so dicht an, dass eine Grenzlinie hier nicht zu finden ist. Axiale Längsschnitte durch Embryonen mit 21—22 Somiten stimmen noch nahezu vollständig mit den von Embryonen mit 15 Urwirbeln überein. Der Querkanal des präoralen Kopfsomites ist wohl in der Anlage begriffen, hat sich aber noch nicht vom Urdarm abgeschnürt und ist noch ganz solid. Das blinde Vorderende des embryonalen Urdarmes mit seiner vorderen resp. dorsalen Zellenproliferation, aus der sich der Querkanal bildet, hängt ventralwärts kontinuirlich mit dem Epiblast (Epidermis) zusammen; weiter caudalwärts verläuft letztgenannter vollständig frei unter der hypoblastalen Urdarmwand.

In den nächstfolgenden Entwicklungsstadien verschmilzt nun auch mehr caudalwärts die Epidermis mit der embryonalen Urdarmwand (siehe Taf. IV Fig. 31, Längsschnitt durch einen Embryo mit 31—32 Somiten). Auch jetzt noch hängt der Querkanal mit der Urdarmwand in der Achse zusammen und es ist ungemein schwierig, wenn nicht unmöglich mit Bestimmtheit zu sagen, ob hier der ventrale Rand des Querkanals noch mit der Epidermis zusammenhängt, oder sich schon von dieser abgeschnürt hat. Erst bei noch etwas älteren Embryonen ist dies deutlich der Fall, wie Taf. IV Fig. 33 und Taf. V Fig. 55 zeigen. Letztgenannte ist die Abbildung eines axialen Längsschnittes durch einen Embryo mit drei Kiementaschen, die vierte ist in Anlage und die vorderste ist schon nach außen durchgebrochen; die Urwirbelzahl kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben, wahrscheinlich beträgt dieselbe 42—44. Auch in diesem Entwicklungsstadium ist die Mundhöhle noch geschlossen, aber die Membran, aus der Verlöthung von Epidermis und embryonaler Urdarmwand entstanden, die Remak'sche Rachenhaut, ist bereits sehr dünn geworden. Wenn man die verschiedenen Längsschnitte mit einander vergleicht, so sieht man, dass bei Acanthias eine Mundbucht nur sehr

schwach entwickelt ist. Bei Embryonen mit 50 Somiten reißt nun die Rachenhaut ein (s. Taf. V Fig. 56). Es ist aber nicht die ganze Rachenhaut, welche einreißt, sondern nur der hintere Theil, der vordere Theil (*rh'* Taf. V Fig. 56) bleibt sitzen und noch längere Zeit fortbestehen. Der Kopfdarm endigt also in diesem und in den nächstfolgenden Entwicklungsstadien nach vorn mit einer blinddarmförmigen Endkuppel (SEESSEL'sche Tasche *kd'* Taf. V Fig. 56). Der restirende Theil der Mundhaut oder REMAK'schen Rachenhaut zeigt zahlreiche, kleine, glänzende, gelbe Pigmentkügelchen, die denen der axialen Zellbrücke des Riechorgans ganz ähnlich sind. Der Blindsack × auf Taf. V Fig. 56 und ×× Taf. V Fig. 57 ist also, wie man sieht, nicht eine Einstülpung, sondern einfach eine Einknickung der Epidermis, gegen den restirenden Theil der REMAK'schen Rachenhaut, hervorgerufen durch die immer sich stärker entwickelnde Kopfkrümmung. Längsschnitte durch Embryonen von 10 mm Länge stimmen fast vollständig mit denen von 8 mm (Embryonen mit 50 Somiten) überein, nur ist die noch vorhandene Mundhaut etwas kürzer geworden. Bis zu diesem Entwicklungsstadium fehlt die Hypophyse noch vollständig (s. Taf. V Fig. 57). In den nächstfolgenden Entwicklungsstadien abortirt nun allmählich das noch restirende Stück der Rachenhaut und legt sich die Hypophyse an (siehe Taf. V Fig. 58, ein Längsschnitt durch einen Embryo von 13—14 mm Länge). Ob nun die Hypophyse dadurch entsteht, dass der Epiblast bei ×× in Taf. V Fig. 57 blinddarmförmig nach vorn auswächst, oder dadurch, dass die Endkuppel des Vorderdarmes sich nach hinten mehr und mehr zurückzieht, ist natürlich nicht zu sagen, deutlich aber ist es, dass sich wohl hauptsächlich der Epiblast (Epidermis) an der Anlage der Hypophyse betheiligt. Die erwähnten glänzenden, gelben Pigmentkügelchen sind immer noch in ziemlich großer Zahl vorhanden. Erst bei Embryonen von 14—15 mm Länge verschwindet der letzte Rest des bis jetzt noch vorhandenen Theiles der Mundhaut (siehe Taf. V Fig. 59, ein Längsschnitt durch einen Embryo von 16 mm), und gleichzeitig stülpt sich die Hypophyse tiefer ein. Auch dann, wenn der letzte Rest der Mundhaut verschwunden ist, bleibt die Stelle, wo er gelegen hat, durch die vielen gelben Pigmentkügelchen, welche hier in den Epithelzellen abgelagert sind, immer noch sehr deutlich erkennbar (bei × auf Taf. V Fig. 59).

Erst bei Embryonen von 25 mm Länge findet man Andeutungen, dass die Hypophyse sich zur Abschnürung vorbereitet, und bei Embryonen von 27 mm Länge ist dies schon so gut wie vollständig der

Fall; sie hängt jetzt nur noch durch eine, nur auf einem einzigen Schnitt vorhandene, solide Zellbrücke mit der Epidermis zusammen. In diesem Entwicklungsstadium fängt das Mesoblastgewebe sich an zu verdichten, um sich so in Knorpelgewebe umzubilden. Auch jetzt noch ist das schon öfters erwähnte gelbe Pigment noch sehr deutlich vorhanden (siehe Taf. V Fig. 60).

Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich also, dass die Hypophyse sich erst sehr spät anlegt, lange nachdem die Mundöffnung sich bereits gebildet hat. Indem in jungen Entwicklungsstadien der Querkanal des präoralen Kopfsomites ventralwärts mit der Epidermis zusammenhängt und in dieser Periode nicht mehr völlig solid ist, sondern schon hier und dort einen kleinen Hohlraum zeigt (siehe pag. 259), besonders in seinem dorsalen Theil, entsteht dadurch der Eindruck, als ob man es hier mit zwei Gebilden zu thun habe, von welchen das dorsale den Querkanal, das ventrale die Hypophysenanlage repräsentirt, wie ich dies auch früher glaubte (30). Fortgesetzte Untersuchungen haben mir aber gezeigt, dass die Hypophyse erst in einem viel späteren Entwicklungsstadium entsteht.

Leiden, 9. März 1896.

Litteraturverzeichnis.

1) F. M. Balfour, On the development of Elasmobranch Fishes. 1878.
2) —— Handbuch der vergleichenden Embryologie (deutsche Übersetzung von Dr. B. Vetter). T. II. 1881.
3) J. Beard, The system of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsidae. in: Quart. Journ. microsc. Science. T. XXVI. 1886.
4) A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. in: Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. III. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei Petromyzon Planeri. Bd. IV. 1883.
5) —— VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. Ebenda. Bd. VI. 1886.
6) —— X. Zur Phylogenese des Wirbelthierauges. Ebenda. Bd. VI. 1886.
7) —— XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. Ebenda. Bd. IX. 1890.
8) —— Bemerkungen über den neuesten Versuch einer Lösung des Wirbelthierkopf-Problems. in: Anatom. Anzeiger. Bd. V. 1890.
9) W. Flemming, Zelle. Entwicklung und Stand der Kenntnisse über Amitose. in: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II. 1892.
10) —— Zelle. Morphologie der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen Ebenda. Bd. III. 1893.

11) A. Froriep, Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskelettes. in: Anatom. Anzeiger. Bd. II. 1887.
12) —— Entwicklungsgeschichte des Kopfes. in: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. I. 1891.
13) —— Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ebenda. Bd. III. 1893.
14) C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft III. Das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskelettes der Wirbelthiere. 1872.
15) —— Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. in: Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII. 1888.
16) E. Haeckel, Die Gastraea-Theorie etc. in: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. VIII. 1874.
17) B. Hatschek, Studien über die Entwicklung des Amphioxus. in: Arbeiten aus dem Zoolog. Institut zu Wien. Bd. IV. 1881.
18) O. und R. Hertwig, Die Cölomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. in: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. XV. 1882.
19) O. Hertwig, Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Ebenda. Bd. XV und XVI. 1882, 1883.
20) W. His, Über die Bildung der Haifischembryonen. in: Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II. 1876—1877.
21) —— Über die Vorstufen der Gehirn- und der Kopfbildung bei Wirbelthieren. in: Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1894.
22) —— Sonderung und Charakteristik der Entwicklungsstufen junger Selachierembryonen. Ebenda. 1894.
23) —— Über mechanische Grundvorgänge thierischer Formbildung. Ebenda. 1894.
24) C. K. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische. in: Verhandelingen der Koninkl. Akademie van Wetenschappen to Amsterdam. T. XXI. 1881.
25) —— Sur l'origine du feuillet blastodermique chez les poissons cartilagineux. in: Archives Néerlandaises des Sciences exactes et naturelles. T. XVIII. 1883.
26) —— Zur Ontogenie der Knochenfische. II. Verhandelingen der Koninkl. Akademie van Wetenschappen to Amsterdam. T. XXIII. 1883.
27) —— Die Bildung des Mesoderms, die Anlage der Chorda dorsalis und die Entwicklung des Canalis neurentericus bei Vogelembryonen. Ebenda. T. XXIII. 1883.
28) —— Über den Ursprung und die Bedeutung der sogenannten freien Kerne in dem Nahrungsdotter der Knochenfische. in: Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLVI. 1888.
29) —— Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. III. Abth. Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 1890.
30) —— Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern. in: Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. 1893.
31) —— Untersuchungen über den Ursprung des Blutes und der blutbereitenden Organe. I. Über die Blutbildung auf dem Dottersack der Selachier. in: Verhandelingen der Koninkl. Akademie van Wetenschappen to Amsterdam. 2. Sectie. T. III. No. 4. 1893.
32) —— Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. in: Anat. Anzeiger. Bd. IX. 1894.

33) J. F. Holm, Some notes on the early Development of the Olfactory Organ of Torpedo. in: Anat. Anzeiger. Bd. X. 1894.
34) —— The Development of the Olfactory Organ. in: Morphol. Jahrbuch. Bd. XXI. 1894.
35) N. Kastschenko, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryo. in: Anat. Anzeiger. Bd. III. 1888.
36) Killian, Zur Metamerie des Selachierkopfes. in: Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der fünften Versammlung in München. 1891.
37) J. Kollmann, Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. in Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1884.
38) —— Gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbelthiere. Gastrulation der Selachier. Ebenda. 1885.
39) A. Kowalevsky, Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. in: Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIII. 1877.
40) C. v. Kupffer, Mittheilungen zur Entwicklung des Kopfes bei Acipenser sturio. in: Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. 1890.
41) —— Entwicklungsgeschichte des Kopfes. in: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II. 1892.
42) —— Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. I. Die Entwicklung des Kopfes von Acipenser sturio. 1893.
43) —— II. Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. 1894.
44 —— III. Die Entwicklung der Kopfnerven von Ammocoetes Planeri. 1895.
45) B. Lwoff, Über die Keimblätterbildung bei den Wirbelthieren. in: Biol. Centralblatt. Bd. XIII. 1893.
46) —— Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbelthieren. in: Bull. de la Société impér. des Naturalistes à Moscou. 1894.
47) Milnes Marshall, The Morphology of the vertebrate olfactory organ. in: Quart. Journ. of microsc. Science. Vol. XIX. 1879.
48) —— On the Head-Cavities and associated Nerves of Elasmobranchs. Ebenda. Vol. XXI. 1881.
49) Milnes Marshall and Baldwin Spencer, Observations on the cranial Nerves of Scyllium. Ebenda. Vol. XXI. 1881.
50) Milnes Marshall, The segmental value of the cranial nerves. in: Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XVI. 1882.
51) Ch. S. Minot, The mesoderm and the coelom of Vertebrates. in: American Naturalist. 1890.
52) Perényi, Beiträge zur Embryologie von Torpedo marmorata. in: Zool. Anzeiger. Bd. IX. 1886.
53) —— Beiträge zur Embryologie von Torpedo marmorata. in: Magy. Tud. Akad. Ert. V. 1886.
54) Miss Julia B. Platt, Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head, founded on the Study of Acanthias vulgaris. in: Journal of Morphology. T. V. 1891.
55) —— Further Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. in: Anat. Anzeiger. T. VI. 1891.
56) C. Rabl, Theorie des Mesoderms. in: Morphol. Jahrbuch. Bd. XV. 1889.
57) —— Über die Metamerie des Wirbelthierkopfes. in: Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Wien. 1892.

58) O. vom Rath, Über die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden. in: Zool. Anzeiger. Bd. XIV. 1891.
59) —— Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. in: Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LVII. 1893.
60) J. Rückert, Zur Keimblattbildung bei Selachiern, ein Beitrag zur Lehre vom Parablast. München 1885.
61) —— Über die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. in: Anat. Anzeiger. Bd. II. 1887.
62) —— Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. Ebenda. Bd. IV. 1889.
63) —— Polyspermie und Ursprung der Merocyten bei Selachiern. Ebenda. Bd. VII. 1892.
64) P. Samassa, Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere. I. Selachier. in: Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. II. 1895.
65) A. Schultz, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische. in: Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIII. 1877.
66) —— A. Swaen, Etude sur le développement des feuillets et des premiers îlots sanguins dans le blastoderme de la Torpille (Torpedo ocellata). in: Bull. de l'Académie royale des sciences de Belgique. T. LIV. 3. Serie. 9. 1885.
67) —— Etude sur le développement de la Torpille (Torpedo ocellata). in: Archives de Biologie. T. VII. 1887.
68) B. Vetter, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. I. Theil. in: Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. VIII. 1874. II. Theil. Bd. XII. 1878.
69) J. W. van Wijhe, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. in: Verhandelingen der Koninkl. Akademie van Wetenschappen to Amsterdam. T. XXII. 1883.
70) —— Über den vorderen Neuroporus. in: Zool. Anzeiger. Bd. VII. 1884.
71) —— Über die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorgans der Wirbelthiere. in: Zool. Anzeiger. Bd. IX. 1886.
72) —— Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. in: Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.
73) H. E. und F. Ziegler, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo. in: Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXIX. 1892.
74) H. E. Ziegler, Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kerntheilung im Thierreich. in: Biol. Centralblatt. Bd. XI. 1891.
75) —— Über das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbelthiere. in: Berichte der naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B. 1894.
76) H. E. Ziegler und O. vom Rath, Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. in: Biol. Centralblatt. Bd. XI. 1891.
77) Zimmermann, Über die Metamerie des Wirbelthierkopfes. in: Verhandlungen der anat. Gesellschaft auf der fünften Versammlung in München. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II—V.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

abd N. abducens,
ac.fac N. acustico-facialis,
ahc Anterior head cavity von Miss JULIA PLATT,
ao Aorta,
as Augenstiel,
au Augenblase,
au' nicht eingestülpte Augenblasenwand (Schicht des späteren Retinalpigmentes),
au'' eingestülpte Augenblasenwand,
auw durchschimmernde Augenblasenwand,
ch Chorda,
chh Chordahypoblast,
1.cs, *2.cs* etc. erstes cänogenetisches, zweites cänogenetisches Somit etc. = siebentes, achtes Kopfsomit etc. VAN WIJHE's,
d Dotter,
dh Dotterhypoblast,
dk Dotterkerne,
ep.epib Epiblast,
epib' Epiblast des Dottersackes,
epid Epidermis,
er embryonaler Rand,
eu embryonaler Urdarm,
e.u.w embryonale Urdarmwand,
fh Furchungshöhle,
gb Gehörbläschen,
gc Ganglion ciliare,
gh Gastrulahöhle (primäre Urdarmhöhle),
gm Gastrulamund (primärer Urdarmmund),
gme gastraler Mesoblast,
gw Gehirnwand,
h hinten,
hh Hirnhöhle,
hyp Hypophyse,
hypb Hypoblast,
hypb' Hypoblast des Dottersackes,
inf Infundibulum,
1.kb, *2.kb* etc. erster, zweiter etc. Kiemenbogen,
kbh Kieferbogenhöhle,
kd Kopfdarm,
kd' blinde Endkuppel des Vorderdarmes (SESSEL'sche Tasche),
1.ks, *2.ks* etc. erste, zweite etc. Kiemenspalte
m' Mundöffnung,
m.a.β Musculus levator labii sup.,
md Munddarm,
mes Mesoblast,
mes' Mesenchym,
mf Medullarfurche,
m.o.i M. obliquus inferior,
m.o.s M. obliquus superior,
m.r.e M. rectus externus,
m.r.inf M. rectus inferior,
m.r.int M. rectus internus,
m.r.s M. rectus superior,
m.w Medullarwand,
neur Neuroporus,
n.o Nervus olfactorius,
o.c Nervus oculomotorius,
1.os, *2.os* etc. erstes, zweites Occipitalsomit = siebentes, achtes etc. Kopfsomit VAN WIJHE's,
pme peristomaler Mesoblast,
1.ps, *2.ps* etc. erstes, zweites etc. palingenetisches Somit,
1.ps' Anlage des M. obliquus inferior,
1.ps'' Anlage des M. rectus inferior,
2.ps' Stück des zweiten palingenetischen Somites, welches später vollständig verschwindet,
2.ps'' Fortsetzung des zweiten palingenetischen Somites in den Kieferbogen,

qc Querkanal des ersten palingenetischen Somites,
rc Ramus ciliaris,
rf Riechfalten,
rh Rachenhaut,
rh' Stück der REMAK'schen Rachenhaut, welches erst später abortirt,
rhy Ramus hyoideus,
r.m Ramus maxillaris,
r.m.a Ramus mandibularis,
r.m'a' Ramus maxillo-mandibularis,
ro Riechorgan,
ro' Seitenwand des Riechorgans,
r.o.p Ramus ophthalmicus profundus,
r.o.s Ramus ophthalmicus superficialis portio n. facialis,
r.o's' Ramus ophthalmicus superficialis portio n. trigemini,
sch Subchorda,
som Somatopleura,
spl Splanchnopleura,
trig Nervus trigeminus,
v vorn,
vj Vena jugularis.

Alle Abbildungen von *Acanthias vulgaris*.

×	auf	Taf.	II	Fig.	10, 11,	8	siehe	die	Beschreibung.
××	-	-	II	-	12, 14, 15	-	-	-	
×	-	-	III	-	16	-	-	-	
××	-	-	III	-	18	-	-	-	
x.z	-	-	III	-	19	-	-	-	
x	-	-	III	-	20	-	-	-	
xx	-	-	III	-	21	-	-	-	
×	-	-	V	-	49	-	-	-	
×	-	-	V	-	50	-	-	-	
×	-	-	V	-	54	-	-	-	
×	-	-	V	-	56	-	-	-	
××	-	-	V	-	57	-	-	-	
×	-	-	V	-	59	-	-	-	
×	-	-	V	-	60	-	-	-	

Tafel II.

Fig. 1. Axialer Längsschnitt durch das Blastoderm am Ende der Furchung. Vergr. 50/1.

Fig. 2. Axialer Längsschnitt durch das Blastoderm aus dem Stadium der Gastrula-Einstülpung. Vergr. 50/1.

Fig. 3. Längsschnitt, mehr tangential durch dasselbe Blastoderm genommen. Vergr. 50/1.

Fig. 4. Axialer Längsschnitt durch ein etwas älteres Blastoderm; der runde Gastrulamund hat sich in eine lange, breite Spalte verwandelt. Vergr. 50/1.

Fig. 5. Axialer Längsschnitt durch ein Blastoderm aus dem Stadium, in welchem sich der Gastrulamund wieder geschlossen hat. Vergr. 50/1.

Fig. 6. Axialer Längsschnitt durch ein älteres Blastoderm. Vergr. 50/1.

Fig. 7. Theil eines axialen Längsschnittes durch den embryonalen Rand. Vergr. $\pm$ 235.

Fig. 8. Theil eines axialen Längsschnittes durch ein Blastoderm, dem Stadium *A* von BALFOUR entsprechend. Vergr. 160/1.

Fig. 9. Theil eines Längsschnittes durch ein anderes, aber gleich altes Entwicklungsstadium als Fig. 8. Vergr. 400/1.

Fig. 10. Querschnitt durch den mittleren Theil eines Embryo aus dem Stadium *B* von BALFOUR. Vergr. 125/1.

Fig. 11. Theil eines Querschnittes durch den mittleren Theil eines Embryo aus dem Stadium *B* von BALFOUR. Vergr. 350/1.
Fig. 12. Theil eines Querschnittes durch die hintere Partie des lateralen Blastodermrandes eines Embryo aus dem Stadium *B* von BALFOUR. Vergr. ± 100.
Fig. 13. Theil eines Querschnittes durch die mittlere Partie des Blastodermrandes eines Embryo aus dem Stadium *B* von BALFOUR. Vergr. 350/1.
Fig. 14, 15. Zwei Längsschnitte durch den Hinterrand des Blastoderms eines Embryo aus dem Stadium *B* von BALFOUR. Vergr. ± 125.

Tafel III.

Fig. 16. Querschnitt durch einen Embryo mit vier Somiten, der Schnitt geht durch den mittleren Theil des Schwanzmesoblast. Vergr. 225/1.
Fig. 17. Theil eines Querschnittes durch denselben Embryo. Vergr. 200/1.
Fig. 18. Theil eines Längsschnittes durch einen Embryo mit acht Somiten. Vergr. 200/1.
Fig. 19. Längsschnitt durch einen Embryo mit 15 Somiten. Vergr. 110/1. *Neur'* Wand des Neuroporus; *x*, *z* siehe die Beschreibung.
Fig. 20, 21. Zwei Horizontalschnitte durch einen Embryo mit 26—27 Somiten. Vergr. 160/1. *x*, *xx* siehe die Beschreibung.
Fig. 22. Längsschnitt durch einen Embryo mit 50 Somiten (8 mm lang). Vergr. 80/1.
Fig. 23. Querschnitt durch einen Embryo von 8 mm Länge. Vergr. 80/1.
Fig. 24. Horizontalschnitt durch einen gleich alten Embryo als der von Fig. 22 und 23. Vergr. 80/1.
Fig. 25. Horizontalschnitt durch einen Embryo von 15½ mm Länge. Vergr. 80/1.
Fig. 26. Querschnitt eines Embryo von 15 mm Länge. Vergr. 80/1.
Fig. 27. Längsschnitt durch einen Embryo von 16 mm Länge. Vergr. 80/1.
Fig. 28. Horizontalschnitt durch einen Embryo von 20 mm Länge. Vergr. 80/1.
Fig. 29. Längsschnitt durch einen Embryo von 20 mm Länge. Vergr. 60/1. × Hautast.

Tafel IV.

Fig. 30. Horizontalschnitt durch einen Embryo von 22 mm Länge. Vergr. 80/1.
Fig. 31, 32. Zwei Längsschnitte durch einen Embryo mit 33—34 Somiten. Vergr. 80/1. *a*, *b*, *c* siehe die Beschreibung.
Fig. 33. Axialer Längsschnitt durch einen Embryo mit 35—36 Somiten. Vergr. 100/1.
Fig. 34. Längsschnitt durch einen Embryo von 16 mm Länge. Vergr. 60/1.
Fig. 35. Längsschnitt durch einen Embryo von 20 mm Länge. Vergr. 50/1.
Fig. 36. Längsschnitt durch einen Embryo von 27 mm Länge. Vergr. 60/1. *a'* Anlage des Parachordalknorpels.
Fig. 37. Längsschnitt durch einen gleich alten Embryo. Vergr. 60/1.
Fig. 38. Ein ähnlicher Schnitt. Vergr. 80/1. × Hautast.
Fig. 39. Horizontalschnitt durch einen Embryo mit 21—22 Somiten. Vergr. 85/1.
Fig. 40, 41. Zwei Längsschnitte durch einen Embryo von 20 mm Länge. Vergr. 50/1.

Tafel V.

Fig. 42. Horizontalschnitt durch einen Embryo mit 24—25 Somiten. Vergr. 235/1.
Fig. 43. Horizontalschnitt durch einen etwas älteren Embryo. Vergr. 235/1.
Fig. 44. Querschnitt durch einen Embryo von 10 mm Länge. Vergr. 100/1.
Fig. 45. Horizontalschnitt durch einen Embryo mit 30 Somiten. Vergr. 100/1.
Fig. 46. Querschnitt durch den vorderen Blastodermrand eines Embryo mit 24—25 Somiten. Vergr. 350/1.
Fig. 47, 48. Zwei Querschnitte durch einen Embryo mit 33—34 Somiten. Vergr. 100/1.
Fig. 49. Querschnitt durch einen Embryo von $9^1/_2$ mm Länge. Vergr. 235/1.
Fig. 50. Querschnitt durch einen Embryo von 9 mm Länge. Vergr. 100/1.
Fig. 51. Querschnitt durch einen Embryo von 15 mm Länge. Vergr. 100/1.
Fig. 52. Querschnitt durch einen Embryo von 18 mm Länge. Vergr. 100/1.
Fig. 53. Querschnitt durch einen Embryo von 50 mm Länge. Vergr. 50/1. *x* Gegend, wo mehr lateralwärts die Riechgrube sich nach außen öffnet.
Fig. 54. Längsschnitt durch einen Embryo mit acht Urwirbeln. Vergr. 75/1.
Fig. 55. Axialer Längsschnitt durch einen Embryo mit wahrscheinlich 42—44 Somiten. Vergr. 75/1.
Fig. 56. Axialer Längsschnitt durch einen Embryo mit 50 Somiten. Vergr. 50/1.
Fig. 57. Axialer Längsschnitt durch einen Embryo von 10 mm Länge. Vergr. 75/1.
Fig. 58. Axialer Längsschnitt durch einen Embryo von 13—14 mm Länge. Vergr. 50/1.
Fig. 59. Axialer Längsschnitt durch einen Embryo von 16 mm Länge. Vergr. 75/1.
Fig. 60. Axialer Längsschnitt durch einen Embryo von 27 mm Länge. Vergr. 50/1.

Die Umbildungen an den Gliedmafsen der Fische.

Von

Dr. med. Otto Thilo

in Riga.

Mit Tafel VI—IX und 7 Figuren im Text.

Flossen und Stachel.

Die Gliedmaßen der Fische zeigen sehr bedeutende Formenverschiedenheiten, da sie den verschiedenartigsten Zwecken entsprechen müssen. — Die Flossen z. B. sind allerdings in erster Linie Schwimmvorrichtungen, jedoch werden sie auch zum Fortbewegen zwischen Wasserpflanzen und am Grunde benutzt. Ja, eine Fischart (Trigla) kriecht auf den drei vorderen freien Strahlen ihrer Brustflossen nach Art der Krebse am Meeresboden dahin (3)[1]. — Einige brasilianische Welse (4) wandern sogar, auf ihre Brustflossen gestützt, über trockenes Land von einem Tümpel zum anderen und der Schlammspringer (Periophthalmus Koelreutheri) huscht eidechsenartig mit seinen breiten Brustflossen am Meeresufer und an Bäumen so geschwind dahin, dass er schwer zu fangen ist (5).

Doch nicht allein zu Wasser und zu Land, auch durch die Luft bewegen sich einige Fischarten mit Hilfe ihrer Flossen. Die sogenannten fliegenden Fische schnellen aus dem Meere empor und schießen bis 400 m weit durch die Luft, indem sie ihre großen Brustflossen gleich Fallschirmen ausspannen (6).

Aber die Flossen sind nicht bloß Bewegungsorgane, sie können zum dauernden Festhalten an den verschiedensten Gegenständen benutzt werden. Der Schlammspringer klammert sich mit seinen breiten Brustflossen an die Zweige der erkletterten Bäume und ist im Stande, durch die Kraft der Brustmuskeln seine Körperlast zu tragen (5).

[1] Den eingeklammerten Zahlen entsprechen Litteraturangaben im Anhang.

Da aber häufig die Muskelkraft nicht ausreichen würde, um im reißenden Strome oder in der brandenden Fluth, dauernd einen Fisch in der eingenommenen Stellung zu erhalten, so findet man bisweilen die Flossen zu Haftscheiben umgewandelt, welche nach Art eines Schröpfkopfes den Fisch befähigen dauernd an Schiffen, Steinen und anderen Gegenständen zu haften. Ich erinnere hier nur an den Schiffshalter (Echeneis remosa). Einige Welse Syriens und Indiens zeigen derartige Haftscheiben als Hautfalten am Bauche, unabhängig von den Flossen entwickelt. Bei diesen Welsen wird die Thätigkeit der Haftscheiben von den kräftigen Stacheln der Brustflossen unterstützt, mit denen sie sich zwischen Steinen der reißenden Gebirgsströme festhalten (7). — Auch der Ballistes, ein Fisch des Rothen Meeres, benutzt seinen Rückenstachel in ähnlicher Weise (8).

Die Hauptbestimmung der Stacheln wird aber wohl die eines Schutzorgans sein. Hierfür spricht schon der Umstand, dass es Fischstacheln giebt, die genau nach Art der Giftzähne von Schlangen mit Giftdrüsen und Giftröhren versehen sind (9). Auch kann man es häufig beobachten, wie viele Fische ihre Stacheln beim Herannahen einer Gefahr aufrichten.

Schon die alten Ägypter haben auf einigen Wandgemälden Fische mit aufgerichteten Stacheln dargestellt, die theils auf dem Rücken, theils auf dem Bauche unter anderen Fischen einherschwimmen.

Oviedo und Las Casas, die bekanntlich zu Anfang des 16. Jahrhunderts lebten, und Amerika zur Zeit seiner Entdeckung beschrieben, berichten von einem kleinen spannenlangen Fisch, von den Spaniern Reverso genannt, welcher mit seinen aufgerichteten Rückenstacheln die größten Fische so erfolgreich angreift, dass ihn die Indianer Kubas und Espanolas zum Fischfang benutzen, indem sie ihn an einer dünnen, aber starken Schnur, die am Ende einen Schwimmer trägt, ins Meer lassen (11).

Obgleich uns die Erzählung nicht sehr glaubhaft erscheint, so wäre es doch nicht undenkbar, dass ein kleiner mit Giftstacheln bewaffneter Fisch, z. B. Thalassophryne, welcher in jenen Gegenden lebt, größere Fische angreift und tödtet. In der neueren Zeit sind von Darwin, Brehm und Günther sehr eingehende Schilderungen von Kämpfen citirt, in denen mitgetheilt wird, wie ein Gegner den anderen mit seinem Stachel durchbohrt und tödtet. Es handelt sich hierbei theils um die Kämpfe werbender Männchen unter einander, theils um die Kämpfe, die die Männchen während der Brutzeit zu bestehen haben, wenn sie die im Neste befindlichen Jungen bewachen (12).

Da der Fisch während einer solchen Wache seine Waffe, die Stacheln, oft lange Zeit hindurch ununterbrochen aufgerichtet zu erhalten hat, so könnten die Stachelmuskeln häufig leicht bald ermüden. Der Fisch müsste seine Waffen alsdann sinken lassen und wäre seinen vielen Feinden gegenüber vollständig schutzlos.

Daher finden wir an den Stacheln vieler Fischarten gewisse Anordnungen, welche den Muskeln das dauernde Aufrechterhalten der Stacheln erleichtern. Ja, viele Fische mit besonders kräftig entwickelten Stacheln, besitzen an den Gelenken besondere Sperrvorrichtungen, die sie befähigen, ihre Stacheln ohne Muskelthätigkeit aufrecht zu erhalten.

Betrachten wir z. B. die Rückenflossen eines Barsches, so bemerken wir, dass die stacheligen Strahlen desselben nach Art der Stäbe eines Fächers angeordnet sind. Die mittleren Strahlen nähern sich der senkrechten Stellung, die vordersten Strahlen sind zur Längsachse des Fisches geneigt und zwar der erste Strahl so stark, dass er mit der Längsachse nach vorn einen Winkel von etwa 45° bildet. Da nun die Strahlenträger gleichfalls eine Schrägstellung zeigen, so greifen die Flossenmuskeln, die längs den Strahlenträgern verlaufen, am Strahle unter einem Winkel von 90° an, wenn der Stachel vollständig erhoben ist. Der rechte Winkel ist nun aber bekanntlich derjenige Winkel, unter welchem eine Kraft am günstigsten wirkt. Bekannt ist, dass erfahrene Angler, wenn sie einen Barsch oder Kaulbarsch als Köder an die Angel legen, die Rückenflossen abschneiden.

»Auch der Barsch und Zander besitzen eine ausgebildete Brutpflege.« So schrieb mir Herr Josef Susta, Leiter der Fischzuchtanstalten des Fürsten Schwarzenberg in Wettingau (Böhmen).

Da ich in der Litteratur keine Angabe über diese Thatsache fand, so veröffentliche ich hier die Mittheilungen, welche ich der großen Liebenswürdigkeit des Herrn Josef Susta verdanke.

»Zu Darwin's Bemerkung, dass jene Fische, welche mit einander wegen der Weibchen kämpfen und eine stark entwickelte Brutpflege haben, mit Stacheln oder besonderen Zähnen bewehrt sind, kann ich beifügen, dass ich reichlich Gelegenheit habe, diesen Ausspruch rücksichtlich der Stachelflosser bestätigt zu sehen.«

»Der Barsch und Zander pflegen ihre Brut, wie der Vogel seine Jungen im Neste. Desswegen habe ich auch die Laichgruben, welche die Zander mit dem Schwanze schlagen, Nester genannt. Während der ziemlich langen Zeit, welche zur Entwicklung der Brut in der

Laichgrube erforderlich ist, weichen die Eltern nicht von derselben. Wie erbittert setzen sie sich zur Wehre, wenn ein anderes Thier oder die Menschenhand in die Nähe kommt. Weil ich die Stachelflosser auf Einlagen, welche ich in die Laichgruben gebe, streichen lasse und die angehefteten Eier sammt Einlage erst später in den Brutapparat bringe, so kann ich dieses Alles in großen Hältern, welche für diesen Zweck benutzt werden, gut beobachten. Der Karpfen hat seine diesbezügliche Arbeit durch die Art der Eiervertheilung und bei der so kurzen Zeit, welche für die Entwicklung des aus dem Ei tretenden Fischchens gegeben ist, wesentlich erleichtert, aber auch bei diesem Fische ist die Brutpflege wahrzunehmen.«

Ähnliche Stellungen der Stachelstrahlen, wie an den verschiedenen Barscharten, findet man am Zander, am Sattelkopf (Pelor filamentosus), an einigen Groppen u. a. Bei einigen Fischarten liegen die Stacheln einer aufgerichteten Flosse nicht in einer Ebene, sondern kreuzen einander, theils weil die Achsen ihrer Gelenke einander kreuzen, theils weil die beiden Gelenkkörper, welche die Basis eines jeden Strahles bilden, von verschiedenem Umfange sind, so dass hierdurch der ganze Strahl einen asymmetrischen Bau zeigt (Taf. VII Fig. 4 Rückenstachel vom Monocentris japonicus).

In Folge dieser schrägen Achsenstellung trifft der Druck des Wassers beim Schwimmen den Stachel nicht senkrecht zur Gelenkachse, sondern schräg und die Muskeln, welche den Stachel aufrecht erhalten, haben nur einen Theil des Wasserdruckes zu überwinden. Wir haben also auch hier eine Anordnung, welche den Muskeln in hohem Grade ihre Thätigkeit erleichtert. Übrigens sind am Monocentris die Rückenstacheln so nahe an einander gelagert, dass man einen Rückenstachel nur dann niederlegen kann, wenn man vorher seinen Nachfolger gebeugt hat.

Diese Feststellung der Stacheln durch nahes Aneinanderlagern der Gelenktheile finden wir auch am Zeus faber. Man sieht in Taf. VII Fig. 3, dass an der Rückseite der zwei vorderen Rückenstrahlen von Zeus faber, in der Nähe des Gelenkes jederseits ein Knochenfortsatz besteht. Diesen Fortsätzen entsprechen Grübchen an der vorderen Seite des zweiten und dritten Strahles. Wird die Flosse vollständig aufgerichtet, so stemmen sich die Fortsätze in die Grübchen und verhindern so das Niederlegen der Flosse.

Außerdem sieht man in Fig. 3, dass die vorderen Strahlen dieselbe Neigung nach vorn zeigen, welche den Barschen das Aufrechthalten der Flosse so sehr erleichtern. Wir finden also am Zeus

faber zwei Vorrichtungen zum Aufrechterhalten der Strahlen vereinigt, die sonst auf verschiedene Fischarten vertheilt ist:

1) Die Schrägstellung der Strahlen.

2) Die nahe Aneinanderlagerung der Strahlen.

Diese Aneinanderlagerung der Strahlen führt uns unmittelbar zu den

Sperrvorrichtungen.

Sehr ausgeprägte Beispiele derselben beobachtet man an einigen Haftkiefern (Plectognathen). Diese sehr eigenthümlich geformten Fische (Taf. VI Fig. I, II, III) müssen den verschiedenartigsten Verfolgungen ausgesetzt sein, denn sie besitzen die mannigfaltigsten Vertheidigungsmittel. Der feste Panzer der Kofferfische, die scharfen Flossenstachel der Balistiden, Triacanthini, die dornartigen Hautgebilde des Igelfisches, das Vermögen sich ballonartig aufzublähen der Kugelfische, alle diesen Eigenschaften schützen die Plectognathen in hohem Grade vor ihren Verfolgern. In Folge dieser so sehr verschiedenartigen Vertheidigungsmittel sind an den Gliedmaßen der Plectognathen die mannigfaltigsten Umbildungen wahrnehmbar. Bei den

Balistinen (2, 13, 14)

ruht der Rückenstachel dicht hinter dem Schädel auf einem breiten Träger, Fig. 2, der durch Knochennähte mit dem Hinterhaupt im Zusammenhange steht.

Bei Monacanthus peroni (Taf. VI Fig. III) befindet sich der Stachel zwischen den Augen, auf einem schmalen flachen Flossenträger, der sehr fest mit dem Schädeldach verwachsen ist. Dem Monacanthus nasicornis (Günther) Aluteres Hollard (Taf. VI Fig. IV) sitzt der Stachel auf der Nase.

Der Monacanthus kann seinen Stachel durch Muskeln hin und her bewegen, aber er besitzt außerdem die Fähigkeit, den Stachel durch Hemmvorrichtungen aus Knochen festzustellen. Auf einem Längsschnitt seines Stachels (Taf. VII Fig. 2) sehen wir dieselbe nahe Aneinanderlagerung der Strahlen, wie sie beim Zeus faber zur Feststellung der Rückenstacheln diente.

Während aber Zeus faber nur die vollständig aufgerichteten Stacheln durch knöcherne Hemmvorrichtungen feststellen kann, ist der Monacanthus im Stande unter jedem beliebigen Winkel seinen Kopfstachel ohne Muskelthätigkeit aufrecht zu erhalten. Er besitzt

nämlich eine Vorrichtung, welche an jene keilförmigen Steine erinnert, die unter die Räder eines Wagens geschoben werden, damit der Wagen nicht den Berg herabrollt, wenn die Pferde mitten auf dem Berge von ihren Kräften verlassen werden.

Wir sehen auf dem Längsschnitte (Taf. VII Fig. 2) hinter dem Stachel einen kleinen Knochen, dessen Enden keilförmig zugespitzt sind. Ich werde diesen Knochen seiner Bestimmung entsprechend Hemmknochen nennen. Er liegt einer walzenförmigen Gelenkfläche an und ist bei gebeugtem Stachel horizontal gelagert (Fig. 2), geht jedoch in eine senkrechte Stellung über, wenn der Stachel erhoben wird, da sein oberes Ende durch ein Band an den Stachel befestigt ist.

Bei dieser Lagenveränderung gleitet das untere Ende über die walzenförmige Gelenkfläche hinweg und schiebt sich hinter den halbmondförmigen Fortsatz des Stachels. Hierdurch wird der Stachel so festgestellt, dass ihn eine von vorn her wirkende Kraft nicht zu beugen vermag. Die soeben geschilderte Lagenveränderung des Hemmknochens wird durch eine Vorrichtung bewirkt, die Taf. VII Fig. 1 verdeutlichen soll. Ungefähr in der Mitte des Hemmknochens entspringt jederseits ein stabförmiger Fortsatz nach unten hin. Er wird von einem anderen horizontalen stabförmigen Fortsatze gekreuzt, welcher unterhalb der walzenförmigen Gelenkfläche seinen Ursprung nimmt und ein wenig nach hinten gerichtet ist. Die soeben beschriebenen Fortsätze haben offenbar den Zweck, das vordere Ende des Hemmknochens auf seiner Gelenkfläche zu erhalten, wenn das hintere Ende beim Aufrichten des Stachels erhoben wird. Hierbei werden sie durch einen paarigen Muskel unterstützt (Fig. 1 *m'*), welcher von einer Querleiste des Schädeldaches oberhalb der Augenhöhle entspringt, horizontal nach hinten verläuft und sich an das untere Ende des senkrechten stabförmigen Fortsatzes setzt.

Da dieser Ansatz unterhalb der Kreuzung mit dem horizontalen stabförmigen Fortsatze statt hat, so ist der erwähnte Muskel ganz besonders geeignet zu verhüten, dass der Hemmknochen von seiner Gelenkfläche entfernt wird, wenn der sich aufrichtende Stachel das obere Ende erhebt.

Jedoch ist diese Bestimmung des Muskels eine nebensächliche. Seine Hauptbestimmung ist, wie sich leicht durch Versuche feststellen lässt, den Hemmknochen aus der senkrechten Stellung in eine wagerechte überzuführen und so die Hindernisse zu beseitigen, welche seine aufrechte Stellung der Beugung des Stachels entgegensetzt.

Die Streckmuskeln des Hemmknochens theilen ihren Ursprung

mit den Beugemuskeln und setzen sich im Bereiche des oberen Drittels an den Hemmknochen (Fig. 1 *m*). Die Muskeln, welche den Stachel selbst bewegen sind folgende:

1) zwei Streckmuskeln, die mit breiter Basis von den Stirnbeinen des Fisches entspringen und etwa einen halben Centimeter oberhalb des Gelenkes an die Vorderseite des Stachels mit zwei dünnen Sehnen treten (Fig. 1 *M*);

2) zwei Beugemuskeln, die ihren Ursprung mit den dem Hemmknochen angehörigen Muskeln theilen und an der Rückseite des Stachels auf gleicher Höhe mit den Streckmuskeln ihre Ansatzpunkte haben (Fig. 1 *M'*).

Nach dieser Beschreibung der thatsächlichen Verhältnisse kehre ich zu der Behauptung zurück, dass die Hemmvorrichtung an dem Rückenstachel eines Monacanthus aus Flossentheilen hervorging, die hinter dem erwähnten Stachel eine zum Schwimmen dienende Haut stützen.

Ein Blick auf jene Gruppe von Fischen, denen Monacanthus angehört, reicht aus, um diese Behauptung zu begründen, denn er belehrt uns, dass jenes Gebilde, welches ich als Hemmknochen bezeichnet habe, bloß das Gelenkende eines rückgebildeten zweiten Stachels darstellt. Besonders deutlich tritt dieses an den Balistinen hervor. Der Hemmknochen dieser Fischart unterscheidet sich von dem Hemmknochen des Monacanthus durch einen schlanken Strahl, welcher von dem oberen Ende des Hemmknochens ausgeht und im Vereine mit einem dritten Strahle einer Schwimmhaut spannt. Dieser dritte Strahl wird durch Muskeln gebeugt, die von den Dornfortsätzen der Wirbel entspringen. Er trägt somit sehr wesentlich zum Niederlegen des Stachels bei. Das geht schon daraus hervor, dass die arabischen Fischerknaben, nach Angabe von Klunzinger (8), diesen dritten Strahl mit dem Finger niederdrücken, wenn sie den Stachel beugen wollen, um den Balistes aus den Spalten der Korallenriffe hervorzuziehen, an deren Decke er sich mit seinem Stachel stemmt.

Aber auch noch an einigen Monacanthusarten ist der Hemmknochen deutlich als Gelenkende eines Flossenstrahles erkennbar. So beobachtet man z. B. an Monacathus tomentosus einen langen, dünnen Fortsatz, welcher, vom oberen Ende des Hemmknochens entspringend, in eine zarte Schwimmhaut hineinragt.

Jedoch ist der Fortsatz bei einigen Arten sehr schwach entwickelt, bei Monacanthus nasicornis fehlt er vollständig (Taf. VI Fig. IV).

Auch das Gelenk des Stachels von Monacanthus zeigt eine Form, wie sie sonst an Flossenstrahlen wohl kaum vorkommt. Ein halbmondförmiger Fortsatz (Fig. 2) umgreift den unterhöhlten Rand der Vertiefung, in welcher der Hemmknochen ruht. Dieser halbmondförmige Fortsatz fehlt an den Stacheln der Balistiden, die nach Art von Flossenstrahlen durch zwei Seitenbänder in einer nur wenig vertieften Gelenkhöhle erhalten werden. Spuren dieses Stachels zeigt erst der Monacanthus tomentosus, eine Fischart, welche zwischen Balistes und Monacanthus steht.

Aus allen diesen Thatsachen ersehen wir, dass die Hemmvorrichtungen an den Flossenstrahlen der Balistinen um so mehr entwickelt sind, je mehr sich die Flossenstrahlen der Form eines Stachels nähern, d. h. je mehr ihre Bestimmung, einem Bewegungsorgane zu dienen, in die Bestimmung eines Schutzorgans übergeht. Auch die oben erwähnten stabförmigen Fortsätze, welche zum Umlegen des Hemmknochens dienen (Fig. 1), finden sich — so weit mir bekannt — in dieser Länge nicht an den Strahlen von Flossen.

Unter den Fischen fand ich derartige zweiarmige Hebel nur am Hemmknochen der Balistinen. Sie sind daher eine sehr ausgesprochene Eigenthümlichkeit der Hemmvorrichtung eines Stachels.

Die Strahlen einer Flosse werden ja durch Sehnen niedergelegt, die über rollenartige Knochenfortsätze verlaufen. Bei den Balistinen sind aber an Stelle der Sehnen starre Knochenhebel erforderlich, weil der Stachel auf dem Schädeldach eingelenkt ist.

Die Nähe des Gehirns verlangt wagerecht verlaufende Muskeln, die durch Hebelwirkung den Hemmknochen umlegen. Überdies ist auf dem Schädeldache nur Raum für kurze, schmale Muskeln. An derartigen Muskeln ist das Vermögen, sich zu verkürzen, gering. Sie können nur dann so ausgiebige Bewegungen bewirken, wie sie das Umlegen des Hemmknochens erfordert, wenn sie an einem Hebel ziehen, dessen Arme von sehr ungleicher Länge sind (vgl. Fig. 1). Wir sehen in Fig. 1, dass der Beugemuskel des Hemmknochens sich dort an den Knochenhebel setzt, wo er vom horizontalen Fortsatze gekreuzt wird. Ein geringer Zug des Muskels bewirkt eine sehr ausgiebige Bewegung des Hemmknochens.

Übrigens ist keine sehr bedeutende Kraft zur Umlegung des Hemmknochens erforderlich. Der Stachel wird durch einen besonderen Muskel (Fig. 1 *M'*) gebeugt und der Beuger des Hemmknochens hat somit nur das Gewicht des Hemmknochens fortzubewegen,

besonders da in Folge der Hebelvorrichtung die Reibung der Gelenkflächen gegen einander eine sehr geringe ist.

Sehr wünschenswerth wäre es, Genaueres über die Entwicklung der stabförmigen Fortsätze des Hemmknochens zu erfahren. Man könnte vielleicht annehmen, die vom Hemmknochen entspringenden stabförmigen Fortsätze seien verknöcherte Sehnen seiner Beugemuskeln. Andererseits wäre es auch möglich, dass diese Knochenstäbe aus jenen Knochenzapfen hervorgehen, die häufig in der Nähe von Gelenken zur sicheren Führung dienen (vgl. Taf. VIII Fig. 29, Acanthurus). Noch häufiger findet man diese Knochenzapfen zur Einschränkung von Bewegungen, z. B. an den Flossenstrahlen von Zeus faber (Fig. 3), am Barsch und an vielen anderen Fischarten.

Bei diesen Stachelflossern setzen sich die Muskeln sehr häufig oberhalb des Knochenzapfens an die Stacheln.

Es wäre daher denkbar, dass bei den Balistinen zuerst ein Knochenzapfen entsteht, der sich erst später mit der Sehne des Hemmknochens zu einem stabförmigen Fortsatze verbindet. Jedenfalls wird diese Frage nur zu lösen sein 1) durch Untersuchungen an Fischen, welche Flossen oder bewegliche Stacheln auf dem Kopfe tragen; 2) durch Untersuchung von Jugendformen von Monacanthus und Balistes. —

Derartige Jugendformen einzusammeln, wäre vielleicht möglich, da — wie Klunzinger (8) angiebt — die Balistinen sich nur an der Küste des Rothen Meeres aufhalten, dort in den Korallenbrunnen und Klüften leben und niemals auf dem offenen Meere gesehen werden. In Folge dieser Lebensweise ließe sich vielleicht feststellen: 1) ob die Balistinen eine Brutpflege haben; 2) ob ihre Stacheln ähnliche Umformungen in der Jugend durchmachen wie die Stacheln der von Günther (15) und Lütken (16) beschriebenen Fischarten Acanthurus, Gempylus u. a.

Es ist nicht ganz unwahrscheinlich, dass einige Balistinen eben so wie die Acanthurus, Histiophorus, Gempylus, Dactylopterus u. a. in der frühesten Jugend sehr stark entwickelte Stacheln tragen, welche im späteren Alter sehr bedeutend zurückgebildet werden. Hierfür sprechen 1) die großen Längenunterschiede der Stacheln der erwachsenen Balistinen, 2) dass der Bauchstachel der Balistinen nicht paarig ist, sondern aus zwei Stacheln entstanden zu sein scheint, die bei einem nahen Verwandten, Triacanthus, getrennt von einander bestehen. Dieser unpaarige Bauchstachel ist an einigen Monacanthusarten fast vollständig zurückgebildet und gänzlich unbeweglich, bei anderen

kann er noch durch Muskeln hin und her bewegt werden; 3) zeigen Balistinen aus dem Schiefer im Glarus und vom Monte Bolca (17) auffallend stark entwickelte Stacheln, während die jetzt lebenden Arten mit Stacheln von mittlerer Größe bewehrt sind.

Triacanthus (13, 14)
(Taf. VI Fig. I)

besitzt an seinen Stacheln Hemmvorrichtungen, welche vollständig von den bisher geschilderten abweichen. Dieses erscheint um so bemerkenswerther, als Triacanthus ein naher Verwandter der Balistinen ist. Der Acanthopleurus serratus (18) aus dem Schiefer im Glarus hat sowohl Ähnlichkeit von Balistes als von Triacanthus. Er ist so zu sagen eine Sammelform beider.

An den bisher geschilderten Vorrichtungen wird ein außerhalb des Gelenkes befindlicher fester Körper zwischen die Gelenktheile geschoben und hemmt so die Bewegung des Stachels nach Art der oben geschilderten keilförmigen Steine, welche unter die Räder eines Wagens gelegt werden, um das Herabrollen desselben vom Berge zu verhindern.

Bei den im Nachfolgenden zu beschreibenden Vorrichtungen wird die Hemmung nicht durch Einschaltung dieses festen Körpers zwischen die Gelenktheile bewirkt, sondern die Hemmung kommt durch Reibungswiderstände zu Stande, die entstehen, wenn der Stachel nicht genau in seiner Drehebene bewegt wird. Der ganze Bau des Gelenkes ist ein derartiger, dass die Reibungswiderstände beim Niederlegen des Stachels unendlich viel größer als beim Erheben desselben sind. Der Stachel von Triacanthus zeigt diese Anordnung ganz besonders deutlich. Daher wurde seine Hemmvorrichtung zum Ausgangspunkt für die Betrachtung einer größeren Reihe ähnlicher Vorrichtungen gewählt.

Der Rückenstachel von Triacanthus mit seinen vier bis fünf nachfolgenden Strahlen und der von ihnen gespannten Schwimmhaut (Taf. VI Fig. I) erinnert noch sehr an ein Bewegungsorgan. Bei der oben erwähnten versteinerten Form Acanthopleurus ist die Schwimmhaut mit zahlreichen weichen Strahlen durchsetzt und sogar ziemlich stark entwickelt. Die ganze Flosse ruht nicht, wie bei den Balistinen, auf dem Schädeldache, sondern auf einem massiven Knochenpfeiler (Taf. VII Fig. 5) in einer Vertiefung der Wirbelsäule.

Die beiden Gelenkknorren des Stachels sind durch eine tiefe Rinne von einander geschieden, so dass der ganze Gelenkkörper seiner Form nach an die Rolle eines Flaschenzuges erinnert (siehe Vorderansicht Fig. 6). Mit dieser Rinne bewegt sich der Stachel auf einer schmalen Knochenleiste wie auf einer Eisenbahnschiene (Fig. 6 *L*). Die Schiene läuft nach hinten zu in einen spitzigen Knochenfortsatz aus, der genau in einen Falz an der Rückseite des Stachels hineinpasst. Fig. 7 zeigt diesen Falz von der Seite her dadurch eröffnet, dass der eine Gelenkknorren abgefeilt wurde.

Ist der Stachel aufgerichtet, so kann er nur dann niedergelegt werden, wenn er genau in seiner Drehebene bewegt wird, denn bei den geringsten Seitenschwankungen stemmt sich die Spitze des Fortsatzes gegen die Wände des Falzes und verhindert so durch Reibungswiderstände alle Beugebewegungen. Die Reibungswiderstände sind beim Niederlegen des Stachels unendlich viel größer als beim Erheben, weil die Wände des Falzes einander unter einem Winkel schneiden, dessen Spitze zum Kopfende des Fisches hin gerichtet ist. Es verengt sich also der Falz nach vorn zu, und beim Niederlegen des Stachels muss die Spitze des Fortsatzes gleichsam an den Wänden des Spaltes bergauf rutschen.

Die hierdurch bewirkte Hemmung ist so bedeutend, dass es mir oft unmöglich war, den aufgerichteten Rückenstachel eines Triacanthus niederzulegen. Sehr häufig ist man genöthigt, für die Aufbewahrung des Triacanthus besonders große Glasbehälter zu verwenden, weil es nicht gelingt, durch Niederlegen seiner Stacheln ihm Eingang in Behälter zu verschaffen, die seiner Größe entsprechen.

Unwillkürlich entsteht daher die Frage, wie überwindet der Fisch selbst beim Niederlegen des Rückenstachels diese Widerstände?

Eine Betrachtung seiner Muskeln beantwortet diese Frage.

1) Die Beugemuskeln (Fig. 5 *M'*) entspringen (jederseits einer) von der Wirbelsäule und setzen sich dicht über den Gelenkknorren an den Stachel. Wenn beide Muskeln gleichzeitig anziehen, werden Seitenschwankungen vermieden und der Stachel wird so genau in seiner Drehebene bewegt, dass nur unbedeutende Reibungswiderstände entstehen können.

2) Die antagonistische Wirkung der Streckmuskeln des Stachels (Fig. 5 *M*) trägt dazu bei, die Rinne an der Basis des Stachels (Fig. 6 und 7 *L*) gegen seine Führungslinie zu drücken. Ich meine jene schmale Knochenleiste, welche ich oben mit einer Eisenbahn-

schiene verglich. Auch hierdurch wird die Bewegung des Stachels in seiner Drehebene sehr begünstigt. Immerhin wird wohl die Bewegung des Stachels keine ganz bequeme sein. Der Fisch wird ihn daher wohl meist aufgerichtet tragen und nicht allzu viel hin und her bewegen, wie es z. B. beim Nilwels, Synodontis, der Fall ist, welcher nach Dufosé nur selten seine Stacheln niederlegt.

Diese Einschränkung der Beweglichkeit eines Stachels, welche schließlich durch Verknöcherungen am Gelenke zur vollständigen Unbeweglichkeit führt, beobachten wir übrigens auch an vielen anderen Familien der Fische.

Der Schnepfenfisch (14)

(*Centriscus* Taf. VI Fig. X)

kann seinen Stachel nur bis zu einem Winkel von 45° erheben, und am Gelenk desselben sind deutliche Verknöcherungen wahrnehmbar. Noch deutlicher treten diese Verknöcherungsvorgänge an einem nahen Verwandten von Centriscus, an Amphisile, hervor. Einige Arten dieses höchst auffallend geformten Fisches (Taf. VI Fig. XI) zeigen einen stark zurückgebildeten, nur wenig beweglichen Rückenstachel, andere Arten besitzen an Stelle des Stachels einen unbeweglichen kleinen Höcker. Am stärksten entwickelt erscheint der Stachel an einer versteinerten Art von Amphisile aus dem Eocän von Krakowiza (Taf. VI Fig. XI).

Allerdings könnte es sich bei dieser versteinerten Form, welche im Verhältnis zu den jetzt lebenden Amphisilearten auffallend klein erscheint, um eine Jugendform handeln, deren Stachel erst im späteren Alter zurückgebildet wird.

Wenn wir also Amphisile und Centriscus mit einander vergleichen, so bemerken wir, dass in der Familie, welcher sie angehören, 1) die Beweglichkeit der Rückenstachel immer mehr eingeschränkt wird und dass 2) eine Verkleinerung des Stachels mit dieser Einschränkung der Beweglichkeit verbunden ist.

Übrigens erscheint auch schon der Stachel von Centriscus als eine Rückbildungsform, wenn man den Rhamphosus aculeatus (Agassiz) vom Monte Bolca (Taf. VI Fig. IX) als einen Verwandten des Centriscus ansieht. Längenunterschiede der Rückenstachel sind auch an jetzt lebenden Centrisciden wahrnehmbar. Der Stachel von Centriscus gracilis ist erheblich kürzer, als der von Centriscus scolopax.

Auch der kleine Stachel von Centriscus, welcher vor dem großen Rückenstachel (Taf. VI Fig. X) auf einem auffallend stark entwickelten Flossenträger ruht, hat wohl eine Rückbildung erfahren. Hierfür sprechen seine rauhen Gelenkflächen, welche nur sehr geringe Bewegungen gestatten. Trotz der geringen Beweglichkeit sind seine Muskeln verhältnismäßig stark entwickelt.

Das Stachelgelenk der Seeschnepfe kann in ähnlicher Weise durch Reibungswiderstände festgestellt werden, wie der Stachel von Triacanthus.

Denken wir uns die Rinne an der Basis des Stachels von Triacanthus so sehr vertieft, dass sie einen Spalt bildet (vgl. Fig. 6 mit Fig. 12).

Mit diesem Spalte reitet gleichsam der Stachel auf einer dünnen Knochenwand, zu der die schienenartige Leiste von Triacanthus erhöht erscheint (Fig. 8).

Statt des senkrechten spitzigen Fortsatzes, in welchen bei Triacanthus diese schienenartige Leiste ausläuft (Fig. 7), finden wir an Centriscus eine horizontale Verlängerung (Fig. 8) der dünnen Knochenwand, die beim Niederlegen des Stachels eine eben so strenge Führung in der Drehebene verlangt, wie der senkrechte Fortsatz. Bei Centriscus genügt zur Hemmung ein horizontaler Fortsatz, weil sein Stachel nur um 45° erhoben wird und nicht um 90°, wie bei Triacanthus.

Die in Fig. 9 dargestellten Muskeln sind in ähnlicher Weise, wie bei Triacanthus angeordnet. — Da die Beugemuskeln des Stachels so überaus schwach entwickelt sind, dass eine Darstellung derselben die größten Schwierigkeiten bereitet, so wird das Niederlegen desselben wohl hauptsächlich durch die Beugemuskeln der vier Strahlen bewirkt, welche durch eine feste Schwimmhaut mit dem Stachel verbunden sind. Diese Strahlen sind, wie oben erwähnt, mit ihren Trägern verknöchert.

Die Strahlenträger stehen wiederum mit den Dornfortsätzen der Wirbelsäule im knorpeligen Zusammenhange. Trotzdem kann man sie nach allen Seiten hin und her bewegen, gleich dünnen, federnden Stahlstäben, und sie besitzen auch Muskeln, welche sie in ähnlicher Weise heben und senken, wie die Muskeln eine Flosse, deren Strahlen mit wohlausgebildeten Gelenken versehen sind.

Zum Heben und Senken dieser federnden Strahlenträger dient eine oberflächliche Muskelgruppe und eine tiefe.

Die tiefe Gruppe entspringt von den Dornfortsätzen. Die oberflächliche Gruppe bildet eine flache Platysma-ähnliche Muskelschicht,

deren Ursprung mit der harten Rückenhaut des Fisches verschmolzen ist. — Auf den ersten Blick erscheint eine derartige Bewegung federnder, gelenkloser Knochen durch Muskeln ungewöhnlich, und doch giebt es in der Reihe der Wirbelthiere zahlreiche Beispiele derselben. Ich errinnere hier nur an die Wirbelsäule, die Rippen, das Schlüsselbein etc.

Nicht recht verständlich sind die acht in Fig. 8 dargestellten koncentrischen Knochenleisten. Diesen acht Leisten entsprechen acht Hohlkehlen am Gelenkende des Stachels, denen sie als Führungslinie dienen. Sollten auch diese Führungslinien auf Verknöcherungen hindeuten?

Ähnliche koncentrische Ringe finden sich an den Wirbelabschnitten einiger Haie (Doppelkegel). Jedenfalls werden wohl nur entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen die Bedeutung dieser sehr auffallenden Knochenleisten erklären, besonders da in der Litteratur — so weit mir bekannt — an den Gelenken anderer Fische ähnliche koncentrische Führungslinien nicht beschrieben sind.

Nicht weniger auffallend als die soeben besprochenen Knochenleisten ist der in Fig. 8 als Achse bezeichnete Knochentheil. Er durchsetzt die Knochenwand, auf welcher der Stachel mit seinem Spalt reitet (siehe pag. 299), genau in der Achse des Gelenkes und hält so das ganze Gelenk zusammen, wie der eiserne Stift eine Hänge zusammenhält, deren Achse er bildet.

Diese Art der Einlenkung ist unter den höheren Wirbelthieren gewiss nicht sehr häufig, bei den Fischen kann man sie an vielen Stacheln nachweisen, und ich hoffe weiter unten darzuthun, dass auch sie durch Verknöcherungen zu Stande kommt.

Obgleich die Verbindung durch eine derartige knöcherne Achse gewiss als eine sehr feste angesehen werden muss, so wird doch außerdem noch das ganze Gelenk von einer derben Kapsel aus elastischem Gewebe umschlossen. Die Seitenbänder des Gelenkes sind verknöchert.

Überblicken wir alle diese Thatsachen, so erkennen wir, dass auch an dem Rückenstachel von Centriscus 1) der Schluss des Gelenkes durch elastische Bänder in eine knöcherne Umschließung umgewandelt ist, und 2) dass diese Verknöcherungen von Gelenktheilen Reibungswiderstände bedingen, die ein Feststellen des Stachels ohne Muskelthätigkeit ermöglichen.

Ähnliche Verhältnisse findet man an den Stacheln von

Chorinemus saliens

(Taf. VI Fig. V).

Dieser Hochseefisch des Atlantischen Oceans kann seine Stacheln durch Hemmvorrichtungen aufrecht erhalten, die in ihrem ganzen Bau an die soeben beschriebenen Gelenke von Triacanthus und Centriscus erinnern. Das erscheint um so bemerkenswerther, als Triacanthus, Centriscus und Chorinemus in keiner Verwandtschaft zu einander stehen.

Man sieht in Taf. VII Fig. 13, dass der erste Dorsalstachel von Chorinemus an seiner Grundfläche in ähnlicher Weise wie der Stachel von Centriscus (Fig. 12) gespalten ist.

Mit diesem Spalte sitzt er einer senkrechten Knochenwand auf, wie wir das oben an Centriscus (Fig. 8) sahen.

Fig. 10 zeigt ihn in dieser Stellung, nachdem die eine Hälfte seines Gelenkendes fortgebrochen wurde, um die Knochenwand von der Seite her sichtbar zu machen. Betrachtet man die Knochenwand von oben, so bemerkt man, dass sie zum Kopfende des Fisches hin dünner wird und somit gewissermaßen einen Keil bildet, dessen Grundfläche zum Schwanzende des Fisches hin gerichtet ist.

In Folge dieser Keilform der Knochenwand entstehen im Spalt des Stachels beim Niederlegen größere Reibungswiderstände, als beim Aufrichten, denn beim Aufrichten rutscht der Spalt des Stachels eben einfach bergab.

Allerdings könnten leicht Einklemmungen durch die keilförmige Gestalt der Wand entstehen. Um diese zu vermeiden, finden sich am Gelenk folgende Vorrichtungen:

1) Die Muskeln verlaufen in derselben Weise, wie bei Triacanthus und Centriscus (vgl. Fig. 11, und führen beim Bewegen den Stachel genau in seiner Drehebene, wie es pag. 297 aus einander gesetzt wurde.

2) Der Gelenkkopf des Stachels ist rings von Knochenmassen umschlossen; zwischen diesen Knochenmassen und den Außentheilen des Stachels sind Gelenkflächen angeschliffen, welche ein Abweichen des Stachels aus seiner Drehebene verhindern.

3) Derbe Seitenbänder erhalten den Stachel so fest in seiner Gelenkhöhle, dass ein Ausweichen nach oben ausgeschlossen ist.

In Folge dieser ganzen Einlenkung sind denn auch die Reibungswiderstände, welche den Stachel von Chorinemus feststellen, nicht so bedeutend, wie bei Triacanthus und Centriscus. An Fischen, die

in Alkohol gelegen haben, gelingt es wenigstens ziemlich leicht einen Rückenstachel von Chorinemus niederzulegen.

Vergleichen wir die Gelenke der vier Rückenstachel von Chorinemus saliens unter einander, so bemerken wir Verschiedenheiten, welche darauf hindeuten, wie aus Flossenstrahlen durch Umbildungen Hemmvorrichtungen entstehen können.

Ein Blick auf Fig. 10 belehrt uns, dass die Knochenwand, welcher der erste Rückenstachel mit seinem Spalt aufsitzt, aus zwei Theilen besteht. Der vordere Theil ist biskuitförmig gestaltet und fast wagerecht gelagert.

Er wird durch Bandmassen mit einem senkrechten spitzigen Fortsatze vereinigt, welche an den Hemmfortsatz von Triacanthus erinnert (vgl. Fig. 7). Durchtrennt man diese Bandmassen, so gelingt es leicht, den ganzen Träger des Stachels in zwei Theile zu zerlegen.

In Fig. 10 deutet eine gekrümmte Linie diese Trennungsstelle an. Dieselbe Trennbarkeit bemerkt man an den übrigen Strahlenträgern; am deutlichsten ist sie an den Trägern des dritten und vierten Stachels. Man erkennt an diesem leicht, dass die Gelenke der Stacheln an der Verbindungsstelle zweier Strahlenträger sich befinden. Diese Stellung ist ja übrigens an allen Stachelflossern wahrnehmbar (vgl. z. B. die Abbildung des Barschskelettes bei Günther, Brehm u. A.). Auch an Stelle des biskuitförmigen Fortsatzes findet man am Träger des dritten und vierten Stachels von Chorinemus zwei kleine dornartige Erhöhungen durch ein rundliches Band, wie beim Barsch, mit einander vereinigt (Fig. 14). Bei diesen und anderen Stachelflossern verläuft das Band durch ein Loch an der Basis des Stachels, ihn so nach Art einer Hänge an seinen Träger befestigend.

An Stelle dieses Loches zeigen viele Fischarten nur einen Einschnitt, und auch an den Stacheln einiger Chorinemusarten nimmt man theils Bandlöcher, theils Einschnitte von sehr wechselnder Tiefe wahr.

Chorinemus saliens (vier Dorsalstacheln)
(Lütken Spol. atlant. pag. 600/192 Taf. IV Fig. 6)

hat an seinen beiden vorderen Stacheln einen tiefen Spalt, mit dem der Stachel der oben erwähnten Knochenwand aufsitzt (Taf. VII Fig. 13). Im dritten Stachel findet man ein Loch, durch welches ein Band verläuft und an der Basis des vierten Stachels ein Loch, dessen Wand nach unten hin durchgebrochen ist.

Chorinemus toloo (sechs Dorsalstacheln)
(Lütken Spol. atlant. pag. 600).

An einem jungen 15 cm langen Chorinemus toloo, welchen ich der großen Güte des Herrn Dr. Klunzinger verdanke, sind sechs Rückenstacheln vorhanden, die theils Löcher, theils leichte Einkerbungen zeigen. Kein **einziger dieser sechs Strahlen hat eine Hemmvorrichtung**, wie die zwei ersten Rückenstacheln von Chorinemus saliens. Ihre Gelenke unterscheiden sich mithin durch nichts von den Gelenken vieler Flossenstrahlen.

Daher scheint die Annahme berechtigt, dass die Hemmgelenke an den Stacheln von Chorinemus saliens aus Flossengelenken hervorgingen. Man bemerkt es an vielen Fischarten, dass die dornartigen Erhöhungen mit dem Bande, welches durch das Loch eines Strahles verläuft, zu einem Knochenbogen sich ausbildet (Barsch, Zander u. A.).

Denkt man sich diesen Knochenbogen zu der in Fig. 10 dargestellten Wand erhöht, so hat man eine Umbildung, für die an den Stacheln zweier Arten von Chorinemus verschiedene Übergangsformen wahrnehmbar sind.

Auch der Spalt an dem ersten und zweiten Stachel von Chorinemus saliens ist wohl aus einem Loch entstanden, dessen untere Wand durchbrochen wurde (vgl. Fig. 13). Für diese Annahme sprechen auch die Gelenke der

Afterstacheln von *Chorinemus*.

Chorinemus toloo (sechs Dorsalstacheln).

Sowohl der erste als auch der zweite Afterstachel dieser Fischart ist durch einen Knochenbogen eingelenkt.

Der erste Stachel sitzt mit einem sehr engen Spalt seinem Knochenbogen auf und lässt sich auch sehr gut an alten Alkoholpräparaten feststellen.

Der zweite Stachel zeigt hingegen einen Spalt mit einer lochartigen Erweiterung (ähnlich Fig. 13 mittlerer Stachel).

Chorinemus saliens (vier Dorsalstacheln).

Der erste Afterstachel erinnert durch die ganze Form seines Gelenkendes an den ersten Afterstachel von Chorinemus toloo, jedoch fehlt

der Spalt. Statt seiner ist ein Loch vorhanden, in welchem ein Knochenstab steckt (Taf. VIII Fig. 16 *H*). Das Ende des Knochenstabes (*H*) hat die Form einer Pfeilspitze, von der ein Widerhaken abgebrochen wurde. Der in Fig. 16 dargestellte widerhakenartige Fortsatz erinnert der Form nach an den Hemmfortsatz von Triacanthus (Fig. 7) und bewirkt auch in ähnlicher Weise wie dieser die Feststellung des Stachels.

Die Führung des Stachels in seiner Drehebene wird begünstigt durch die scharfe Kante an seiner Basis, mit welcher er in einer entsprechenden gekrümmten Knochenrinne gleitet.

Die Muskeln sind so angeordnet, dass sie gleichfalls eine strenge Führung in der Drehebene ermöglichen. Der zweite Stachel wird durch einen Knochenbogen eingelenkt.

Fassen wir die Beobachtungen an den Rücken- und Afterstacheln der beiden Arten Chorinemus saliens und toloo zusammen, so erkennen wir, dass auch an ihnen durch Verknöcherungen von Sehnen und durch knöcherne Umschließungen Reibungswiderstände zum Feststellen von Stacheln geschaffen wurden und dass die Einschränkungen der Beweglichkeit durch Verknöcherungen, am horizontal gelagerten Stachel (Taf. VII Fig. 11, Taf. VI Fig. V) zur vollständigen Unbeweglichkeit führt.

Als auffallend erscheint, dass sowohl an Chorinemus saliens als toloo dieser unbewegliche Stachel den beweglichen Stacheln so sehr an Form und Größe gleicht. Im Allgemeinen findet man ja Stachel mit verknöcherten Gelenken fast vollständig zurückgebildet (vgl. Balistes, Bauchstachel Taf. VI Fig. II, Amphisile Fig. XI). Auch den 15. und 16. Rückenstrahl unseres Flussbarsches (Perca fluv.) finde ich horizontal gelagert. Sie sind unbeweglich und so sehr rückgebildet, dass man sie ohne Lupe schwer darstellen kann.

Wenn dieses an den Stacheln von Chorinemus (Taf. VI Fig. IV) nicht der Fall ist, so rührt es wohl daher, dass ihn die Fische in einer uns unbekannten Weise gebrauchen.

Einen ähnlich horizontal gelagerten unbeweglichen Rückenstachel finden wir auch an

Amphacanthus
(Taf. VI Fig. VIII),

dessen vordere Rückenstrahlen dieselbe fächerförmige Anordnung wie bei Chorinemus zeigen. Die zwei vorderen beweglichen Strahlen sind durch Knochenbögen eingelenkt, können jedoch nicht ohne Mus-

keithätigkeit festgestellt werden. Jedoch erleichtern die Knochenbögen den Muskeln das Feststellen. Zieht z. B. einer der beiden Streckmuskeln eines Stachels stärker an als der andere, so weicht der Stachel aus seiner Drehebene und es entstehen am Knochenbogen Reibungswiderstände, welche das Niederlegen des Stachels erschweren. Außerdem erleichtert den Muskeln das Feststellen der Flosse die fächerförmige Anordnung der vorderen Strahlen (vgl. pag. 289).

Die Afterstacheln

von Amphacanthus sind dagegen durch eine Hemmvorrichtung feststellbar. Ich konnte mich hievon an zwanzig Exemplaren verschiedenen Alters überzeugen, die ich der Güte des Herrn Dr. Klunzinger verdanke. Gerade an sehr jugendlichen Amphacanthus von zwei Centimeter Länge waren aufgerichtete Afterstacheln nicht ohne Mühe niederzulegen. Das Gelenke des ersten Afterstachels erinnert sehr an den Rückenstachel von Triacanthus. Man findet an seiner Basis genau die flaschenzugartige Rinne, wie bei Triacanthus, die auf einer schmalen Knochenleiste wie auf einer Eisenbahnschiene sich hin und her bewegt. Der Knochenbogen bewirkt durch seine Keilform in ähnlicher Weise durch Reibungswiderstände die Feststellung des Stachels, wie bei Chorinemus (s. pag. 301). Der Knochenbogen des zweiten Afterstrahles besitzt keine hemmenden Eigenschaften.

Die Bauchflossenstrahlen.

Der erste Strahl ist durch einen Knochenbogen eingelenkt und kann an einigen jungen Fischen, jedoch nur in geringem Grade festgestellt werden.

Giftige Eigenschaften

werden nach Klunzinger den Stacheln einiger Amphacanthusarten von den arabischen Fischern beigelegt, und doch zeigen sie nicht den Bau von Giftstacheln. Sollte nicht vielleicht der Aufenthalt in faulenden Substanzen die Stacheln vergiften?

Klunzinger (8) giebt an, dass die Amphacanthus sich hauptsächlich in »Klippentümpeln« aufhalten und höchstens an die Abhänge kommen.

Günther aber sagt (Ichthyologie pag. 128):

»Die Fische erwerben ihre giftigen Eigenschaften durch ihre

Nahrung, welche aus giftigen Quallen, Korallen oder in Zersetzung begriffener Substanzen bestehen. Häufig erweisen sich die Fische als genießbar, wenn ihre Köpfe oder Eingeweide unmittelbar nach dem Fange entfernt wurden.«

Wenn nun schon das Fleisch der Fische durch den Aufenthalt in zersetzten Substanzen vergiftet wird, um wie viel mehr ist es von den Flossenstrahlen zu erwarten, mit denen der Fisch doch geradezu in Giftstoffen wühlt.

Als ganz besonders geeignet für die Aufnahme von Giftstoffen erscheinen die Bauchflossen, die dicht an einander stehend vorn und hinten in einander übergehend, ihrer Form nach an einen aufgeschlagenen Regenschirm erinnern.

Bei vielen Fischen dienen derartig geformte Bauchflossen zum Liegen auf dem Grunde. Ja, bei anderen sind sie so sehr ausgebildet, dass sie zum Haften an Steinen benutzt werden können. Auf eine ähnliche Gebrauchsweise der Bauchflossen deutet der Aufenthalt von Amphacanthus am Ufer in der brandenden Fluth.

Übrigens giebt Klunzinger an, das Fleisch einiger Amphacanthusarten sei als Nahrung sehr geschätzt; dieser Umstand weist wohl darauf hin, dass das Gift der Stacheln nicht im Körper gebildet wird, sondern von außen her stammt, denn das Gift innerer Organe von Fischen wird erst nach mehrstündigem Kochen unwirksam.

D. Takahaski und Y. Inoko in Tokio theilen mehrere Todesfälle nach Genuss gekochter Tetrodon mit (19).

Die bisher besprochenen Hemmvorrichtungen in höherer Entwicklung finden wir an den Stacheln des

Stichlings (2, 14, 20) (*Gasterosteus*).

Die Betrachtung seiner Lebensverhältnisse weist darauf hin, wie sehr er derartiger Schutzmittel bedarf, denn selbst seine stets kampfbereiten Stachel reichen oft nicht aus, um die vielen Feinde abzuwehren, welche ihn und seine Brut bedrohen. Freilich der Barsch und Hecht büßen es oft mit dem Leben, wenn sie einen Stichling verschlingen, aber der Lachs und Dorsch verschlucken ihn ganz ungestraft. Die größte Gefahr droht ihm jedoch von den Müttern seiner Kinder. Stets bemüht ihre eigenen Kinder zu verschlingen, stürmen sie vereint unablässig auf das Nest los, in dem sie der sorgsame Vater bewacht. Häufig unterliegt er den Folgen seiner Polygamie.

In Folge dieser vielseitigen Angriffe finden wir denn auch an den

Stacheln der Stichlinge Vorrichtungen, die einen sehr ausgiebigen Gebrauch derselben ermöglichen.

Blitzartig schnell richtet ein Stichling seine Stacheln auf, wenn er gereizt wird, und stundenlang kann er sie, ohne die geringste Muskelanstrengung, aufgerichtet erhalten. Hiervon überzeugt man sich leicht, wenn man die aufgerichteten Stacheln eines getödteten Stichlings niederzulegen versucht.

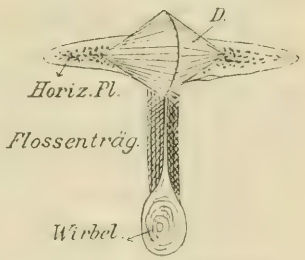
Drückt man gegen die Spitze des Stachels, so gelingt es nicht, ihn niederzulegen, drückt man dagegen mit einer Nadel genau auf einen bestimmten Punkt an seinem Gelenkende, so kann man ihn ohne Schwierigkeiten niederlegen. Diese überraschende Thatsache wird verständlich, wenn man das Stachelgelenk eines Stichlings mit den Gelenken von Centriscus und Chorinemus vergleicht.

Wir bemerken am Gelenkende des Stichlingsstachels einen ähnlichen Spalt, wie bei Centriscus und Chorinemus (vgl. Taf. VII Fig. 12 und 13 mit Gasterosteus cataphractus Fig. 17).

Mit diesem Spalt sitzt er einer Knochenleiste auf, die von oben gesehen an die Knochenwand erinnert, welche bei Centriscus und Chorinemus zum Feststellen des Rückenstachels dient.

Betrachtet man diese Leiste jedoch von der Seite her (Fig. 18), so bemerkt man an Stelle der keilförmigen Verdickung in der Wand von Chorinemus (s. pag. 301) einen rundlichen Körper, der sich aus zwei mit den Grundflächen an einander gelegten Kegeln zusammensetzt. Schema I zeigt die Form des Doppelkegels von vorn her betrachtet, wenn der Stachel abgehoben ist.

Schema I.



Auf dem Durchschnitt (Fig. 19) sieht man, dass die scharfe Kante, welche durch sich schneidende Kegelmäntel entsteht, zu einer wulstartigen Leiste entwickelt ist (Fig. 18 *L*). Wie bei allen Gelenken, so ist auch hier der mathematische Körper nicht vollständig vorhanden[1]. Es fehlen die beiden Spitzen des Doppelkegels (s. Seitenansicht Fig. 18).

[1] Herr Professor der Mineralogie Lagorio in Warschau, hatte die große Freundlichkeit, mit dem Fuess'schen Goniometer unter dem Mikroskop in ähnlicher Weise den Gelenkkörper zu bestimmen, wie die Krystalle bestimmt werden. Nach seinen sehr genauen Messungen ist: $\measuredangle \alpha = 70°$, d. i. der Winkel, den die sich schneidenden Kegelmäntel bilden. Der Radius der Grundfläche $R = 0{,}6$ mm. Mit Hilfe der Tangente berechneten wir den Werth von h aus R und $\measuredangle \alpha = 0{,}42$ mm.

Statt der Spitzen ist jederseits eine Vertiefung vorhanden, die auf dem Schema I nicht angedeutet ist, und auch der Umfang der Grundfläche ist nicht vollständig. Am besten verschafft man sich eine Vorstellung von der Form des Gelenkkörpers, wenn man die Spitze des Stachels in einen Kork steckt, diesen auf einen Tisch stellt und das Gelenkende von oben her mit einer Lupe betrachtet. Man sieht dann, dass der Spalt des Stachels einen Körper umschließt, wie ihn der Durchschnitt (Fig. 19) darstellt. Die beiden Spitzen an der Rückseite des Stachels (Fig. 19 *S*) greifen in zwei Vertiefungen, die an Stelle der Kegelspitzen vorhanden sind. Sie umklammern so den Doppelkegel, wie die Kernspitzen einer Drehbank den abzudrehenden Gegenstand. In Folge dieser knöchernen Umschließung ist die Beweglichkeit des Stachels an eine ganz bestimmte Bahn gebunden.

Er kann nur in seiner Drehebene bewegt werden. Eine seitliche Schwankung des Stachels führt durch Einklemmungen zur Feststellung des Stachels, aber auch in einer Drehebene kann er nur durch Kräfte von einer genau bestimmten Richtung bewegt werden. Die Kräfte müssen tangential zur Grundfläche des Doppelkegels wirken. Ist dieses nicht der Fall, so werden sie durch unüberwindliche Reibungswiderstände unwirksam.

Wie oben angedeutet, kann man einen aufgerichteten Stachel nur dann niederlegen, wenn man an seiner vorderen Seite genau dort, wo er mit seinem Spalt der Leiste (*L* Fig. 18) aufsitzt, mit einer Nadel einen Druck auf ihn ausübt.

Seine Muskeln wirken in demselben Sinne wie schon pag. 297 aus einander gesetzt wurde.

Vergleichen wir das Gelenk des Stichlings mit den bisher besprochenen, so liegt die Annahme nahe, dass der Spalt an seinem Gelenkende in ähnlicher Weise, wie bei Chorinemus, aus einem Loche entstand, das von einem Knochenbogen durchsetzt wird.

Hierfür spricht der Umstand, dass man an der zweiten Rückenflosse von Gasterosteus aculeatus Strahlen mit Löchern findet, durch die Sehnenbögen verlaufen. Auch die Leiste am Doppelkegel, welchen der Spalt umschließt (Fig. 18 *L*) hat, von der Seite her gesehen, das Aussehen eines Knochenbogens.

Es könnte daher in der Weise wie bei Chorinemus ein Bogenloch am Stachel zu einem Spalt sich entwickelt haben, indem sich der Knochenbogen zu einem Doppelkegel umformte. Die Entstehung bewegungshemmender Knochentheile aus einem Sehnenbogen fand

ich an: Chorinemus, Amphacanthus, Equula, am Flussbarsch, Kaulbarsch, Nilbarsch, Zander u. a.

Auch bei Centriscus deutet der ganze Bau des Stachelgelenkes darauf hin, dass die Knochenwand, welcher der Stachel mit seinem Spalt aufsitzt, aus einem Knochenbogen sich entwickelte.

An den Bauchstachelträgern des Kaulbarsches finde ich einen Knochenbogen, der durch seine Form lebhaft an den Doppelkegel bei Gasterosteus erinnert.

Auch am Gelenkende des Stachels vom Kaulbarsch bemerke ich statt des Bogenloches einen Spalt, der dem Spalt am Stachel des Stichlings sehr ähnlich sieht.

Übrigens hoffe ich durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen diese Frage endgültig zu entscheiden.

Die in Taf. VIII Fig. 21 dargestellte Rückenflosse gehört dem Nilwelse

Synodontis (2, 14, 21).

Sie ist aus neun hinter einander liegenden durch eine derbe Schwimmhaut verbundenen Knochenstrahlen zusammengesetzt, von denen der erste Strahl auffallend kurz und breit erscheint und an seinem oberen Ende mit dem zweiten Strahle durch starre Bandmassen im Zusammenhange steht, die Fig. 21 als durchtrennt darstellt. Die ganze Flosse ruht auf zwei Knochenplatten. Die vordere Knochenplatte ist horizontal gelagert und wird von dem Fische auf dem Rücken im Anschlusse an das Schädeldach getragen. Die hintere ist senkrecht gestellt und erhebt sich von den Dornfortsätzen der Wirbelsäule, die mit einander verschmolzen sind.

Die vordere horizontale Platte wird durch zwei hinter einander von der Wirbelsäule entspringenden Flossenträgern gestützt.

Fig. 21 giebt die Seitenansicht eines Präparates, an dem ein Theil der horizontalen Platte fortgebrochen wurde, so dass in der Mitte der Platte ein spaltförmiges Loch eröffnet ist, in welchem der Stachel 1 steckt.

In Folge dessen erscheint die Platte in zwei Abschnitte zerlegt, von denen der vordere auf dem ersten Flossenträger, der hintere auf dem zweiten Flossenträger ruht. Die oben erwähnte senkrechte Knochenplatte besteht aus Flossenträgern, die so mit einander verschmolzen sind, dass sich ihre Zahl nicht mehr bestimmen lässt. Sie bildet ein längliches unregelmäßiges Viereck, dessen obere Seite mit den Strahlen 4—9 durch Cylindergelenke verbunden ist. Diese Cylindergelenke zeigen nichts Bemerkenswerthes.

Mehr Beachtung verdienen dagegen die Gelenke des Strahles 1 und 2. Hauptsächlich den Eigenthümlichkeiten des Strahles 1 verdankt der Synodontis die Fähigkeit, seinen Rückenstachel ohne Muskelthätigkeit lediglich durch Knochenhemmung aufrecht zu erhalten.

Dieser auffallend kurze und breite Strahl besteht aus zwei säbelförmigen Theilen, deren obere Hälften mit den konvexen Rändern unter einem Winkel von 45° so an einander gefügt sind, dass die beiden unteren Spitzen des Strahles von einander getrennt bleiben (Taf. VII Fig. 21 *Hemmk*). Von vorn her betrachtet hat daher der Strahl 1 eine Gestalt, wie sie Fig. 28 darstellt.

Diese beiden unteren freien Spitzen ruhen in zwei sehnigen Scheiden, deren oberer Theil eine spaltförmige Öffnung in der oben erwähnten horizontalen Knochenplatte auskleidet und so eine starre Beschaffenheit annimmt.

Fig. 20 und 21 stellen den knöchernen Theil einer Scheide von der Seite her eröffnet dar.

In Folge dieser knöchernen Umschließung seiner säbelförmigen Spitzen ist die Bewegung des Strahles an streng vorgeschriebene Bahnen gebunden. Seine säbelförmigen Spitzen können nur durch Kräfte von einer ganz bestimmten Richtung aus ihren Scheiden gezogen werden.

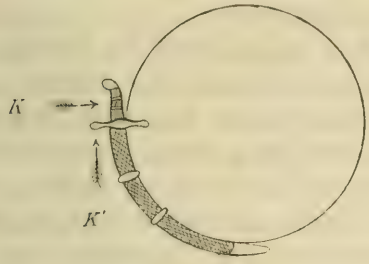
Das erkennt man leicht, wenn man es versucht, einen krummen Säbel aus seiner Scheide zu ziehen.

Der in Schema II dargestellte krumme Säbel kann aus seiner Scheide nur durch eine Kraft (K') gezogen werden, die tangential zu einem Kreise gerichtet ist, von dem die Krümmung des Säbels einen Theil bildet. Die Kraft (K), welche senkrecht zum Griff des Säbels gerichtet ist, kann ihn nicht aus der Scheide ziehen.

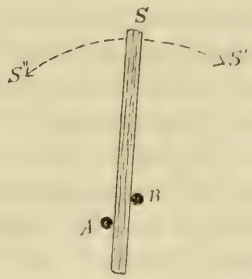
Verständlich wird diese Thatsache durch folgende Versuche und Erwägungen. Man schlage in ein Brett zwei Nägel A und B (Schema III) und schiebe zwischen beide einen Stab (S). Selbstverständlich kann jetzt die Spitze des Stabes S wohl nach S'', nicht aber nach S' gedreht werden. Denken wir uns das Stück des Stabes unterhalb B zu einem Halbkreise gekrümmt (Schema IV), so sind die Stützungsverhältnisse andere geworden. Die Bewegung nach S'' ist unbehindert geblieben. Die Bewegung nach S' hingegen hat eine Änderung erlitten. Sind die Stützpunkte A und B 180° von einander entfernt, so wird der Stab gar nicht durch dieselben festgestellt. Die Bewegung ist sowohl nach S' als nach S'' unbehindert. Die Ursache

hiervon ist, dass bei der Bewegung von S nach S' das Ende des Stabes bei A' einen Bogen beschreibt, welcher zu dem Kreise $A'\,B\,K'$ tangential gerichtet ist. Ein Punkt des Stabes bei A beschreibt dagegen einen Bogen, der den Kreis $A'\,B\,K'$ bei A schneidet.

Schema II.



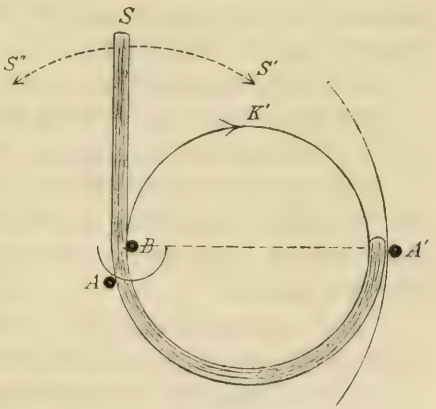
Schema III.



Also je näher die Stützpunkte A und B von einander liegen, desto mehr wird die Beweglichkeit des Stabes nach S' eingeschränkt.

Beim Hemmknochen von Synodontis liegen die Stützpunkte etwa 10° von einander entfernt.

Schema IV.



Messungen, die ich an dem Hemmknochen mehrerer Welsarten vornahm, zeigten, dass seine Krümmung meistens einen Bogen von etwa 90° bildet. Bei einigen Arten betrug sie jedoch mehr als 100° und die Spitze des säbelförmigen Endes wich centrifugal von dem Kreisumfange ab, so dass auch noch eine Hemmung statt hat, wenn das letzte Ende des Säbels in der Scheide steckt. Die Vertiefungen, welche man nach Art von Scharten an den säbelförmigen Spitzen der Hemmknochen häufig wahrnimmt, sind nicht zur Hemmung der Bewegungen erforderlich, denn an den glatten Stellen tritt die Hemmung eben so ein, wie an den vertieften. Offenbar entsprechen die Vertiefungen gewissen Stellungen des Stachels, die am häufigsten eingenommen werden.

Die Aufnahme der Krümmungen wurden von mir mit dem Auxanographen des Herrn Prof. Hilgendorf in Berlin vorgenommen,

welcher sehr genaue Vergrößerungen gestattet. Der Mittelpunkt wurde durch Sehnenhalbirung bestimmt.

Durch die obigen Darlegungen hoffe ich nachgewiesen zu haben, warum der Strahl 1 aus seiner senkrechten Stellung in die horizontale nur dann übergeführt werden kann, wenn die bewegende Kraft tangential zu dem Kreise gerichtet ist, von welchem die Krümmung des Strahles 1 einen Theil bildet.

Sehr stark gekrümmte Säbel, z. B. die Säbel der Kurden, sind überhaupt schwer aus der Scheide zu ziehen. Man bemerkt daher an der Rückseite der Scheide einen langen Einschnitt, damit der Rücken des Säbels beim Ziehen etwas nach hinten ausweichen kann und so die Reibung vermindert wird. Es ist daher leichter, einen Kurdensäbel aus der Scheide zu ziehen, als in die Scheide zu stoßen.

Beim Strahle 1 des Synodontis ist das Umgekehrte der Fall. Man kann den Strahl 1 mit Leichtigkeit in seine Scheiden schieben, jedoch nicht ohne Schwierigkeiten aus denselben ziehen, denn die Scheiden sind nach hinten geschlossen und nach vorn hin offen.

Da der Strahl 1 mit dem Strahl 2 durch derbe Bandmassen verbunden ist (Fig. 20 und 21 stellt sie als durchtrennt dar), so kann auch der Strahl 2 nur durch eine Kraft niedergelegt werden, die tangential zu dem Kreise gerichtet ist, von dem die Krümmung des Strahles 1 einen Theil bildet.

Eine derartige Kraft erzeugt ein paariger Muskel, welcher an der hinteren Fläche des zweiten Flossenträgers entspringt und sich an einen kleinen Muskelvorsprung des Strahles 2 ansetzt.

Wie aus Fig. 21 ersichtlich, greift dieser Muskel *m''* genau in der Peripherie des Kreises an und bildet bei vollständig aufgerichtetem Stachel einen Bogen von nahezu 160°. Fig. 21 giebt eine Mittelstellung.

Genau entgegengesetzt der soeben beschriebenen Beugemuskeln verlaufen die Streckmuskeln der Flosse.

Die Streckmuskeln (*M*) des Strahles 1 entspringen vor dem Flossenträger 1 von der Wirbelsäule und treten mit je einer festen Sehne durch einen Knochenkanal an das obere Ende des Strahles. Fig. 20, 21, 23 stellen den Knochenkanal von der Seite her eröffnet dar.

Die Streckmuskeln des Strahles 2 (*m*) nehmen ihren Ursprung hinter dem Flossenträger 1 gleichfalls von der Wirbelsäule und setzen sich an dem Strahle 2 gleich oberhalb der Gelenkknorren. Sie werden hierbei von den säbelförmigen Spitzen des Strahles 1 überbrückt.

Zieht man mit einer Pincette an den Sehnen der Muskeln

M und *m*, so richtet sich der Stachel auf und ist durch einen Druck gegen die Spitze des Stachels nicht niederzulegen. Wohl aber gelingt das Niederlegen, wenn man an der Sehne des Muskels *m''* zieht oder mit der Pincette die obere Spitze des Strahles 1 erfasst und nach hinten zieht.

Selbstverständlich können Streck- und Beugemuskeln nur dann ihre Bestimmung erfüllen, wenn die Gelenktheile des Strahles 1 und 2 genau in ihren Führungslinien gleiten, denn bei der knöchernen Beschaffenheit der Bindemittel, welche das ganze Gelenk zusammenhalten, würden auch nur geringe Abweichungen von den vorgeschriebenen Bahnen durch Einklemmungen unüberwindliche Hindernisse verursachen. Daher finden wir denn auch an den Gelenkverbindungen der beiden ersten Strahlen Vorrichtungen, die derartige Abweichungen verhindern.

Der Strahl 1 erscheint schon durch seine breite Basis vor seitlichen Schwankungen ziemlich gesichert, denn seine drei neben einander liegenden Gelenkknorren (Fig. 26) werden durch derbe Bänder in ihren Gelenkgruben befestigt. Dieser elastische Schluss durch Bänder wird durch einen knöchernen Schluss unterstützt. Ein Knochenbogen, wie wir ihn schon bei Chorinemus, Amphacanthus, an den Barschen u. a. kennen lernten, durchsetzt ein Loch in dem Gelenkende des Strahles 2. In Fig. 20 ist dieser Knochenbogen dadurch sichtbar gemacht, dass ein Gelenkknorren mit der Laubsäge entfernt wurde.

Die Bewegungen des Strahles 1 in seiner Drehebene werden durch die oben erwähnte Einfügung der säbelförmigen Spitzen in knöcherne Scheiden und durch zwei Seitenbänder gesichert. Außerdem liegt der ganze Strahl mit seiner Höhlung der Kante eines Doppelkegels auf, der an den Doppelkegel erinnert, welchen wir am Stichlinge kennen lernten (Fig. 18 und 19).

Wie oben erwähnt, besteht der Strahl 1 aus zwei säbelförmigen Theilen, deren obere Hälften so an einander gefügt sind, dass der ganze Strahl von vorn her betrachtet das Aussehen von Fig. 28 hat.

Ein Durchschnitt durch diese oberen Hälften (Fig. 22) zeigt, dass sie einen Winkel von 45° bilden, der zum Schwanzende des Fisches hin offen ist.

Dieser Winkel wird von der Kante eines Körpers ausgefüllt, der aus zwei mit den Grundflächen an einander gelegten Kegeln besteht.

Die Kante wird von den sich schneidenden Kegelmänteln gebildet. Die Höhe eines jeden Kegels $h = 2,3$ mm. Der Radius der

Grundfläche $r = 5,5$ mm[1]. Man erkennt also, dass nach diesen Messungen das Hemmgelenk des Strahles 1 ein Kegelgelenk ist und sich von den bisher beschriebenen Kegelgelenken nur durch die Art der Aneinanderfügung seiner Gelenktheile unterscheidet.

Während nämlich die bisher bekannten Kegelgelenke bloß durch Bänder zusammengehalten werden, bemerken wir am Kegelgelenke des Strahles 1 außer der Bandbefestigung noch eine Befestigung durch knöcherne Bindemittel, welche auf der oben beschriebenen knöchernen Beschaffenheit der Scheiden beruht, in denen die säbelförmigen Enden des Strahles 1 eingefügt sind.

Dieser Unterschied in den Bindemitteln der Gelenke, welcher bloß stofflicher Natur ist, reicht doch aus, um nicht unwesentliche Verschiedenheiten ihrer Leistungsfähigkeiten zu bedingen.

Kegelgelenke mit Bandbefestigung werden durch Kräfte in Bewegung gesetzt, deren Richtung in der Drehebene verläuft. Hierbei ist es nicht nothwendig, dass die bewegende Kraft tangential zu dem Kreise wirkt, von dem die Krümmung der Gelenkflächen einen Theil darstellen. Dagegen kann ein Kegelgelenk, wie das des Strahles 1, welches nicht bloß durch Bänder, sondern außerdem noch durch knöcherne Bindemittel zusammengehalten wird, in seinen starren Bahnen nur durch eine Kraft verschoben werden, die tangential zu dem erwähnten Kreise gerichtet ist.

Hieraus wird verständlich, wie das scheinbar eigenartige Hemmvermögen des Strahles 1 nichts Anderes ist, als eine höher entwickelte Eigenschaft der lediglich durch Bänder zusammengehaltenen Kegelgelenke. Eine Eigenschaft, die wieder auf die Bestimmung aller Gelenke zurückgeführt werden kann, die Bestimmung, Bewegungen dadurch zu sichern, dass sie dieselben auf gewisse Richtungen beschränkt.

Ein Vergleich des Kegelgelenkes mit dem Kugelgelenke soll das Ebengesagte erläutern und begründen. Das Kugelgelenk gestattet sehr vielseitige Bewegungen, aber wohl wenige dieser vielen Bewegungen können genau in einer Ebene erfolgen, da die bewegenden Muskeln vermöge der Verschiedenheit ihrer Verlaufsrichtungen nur zu leicht seitliche Schwankungen bewirken.

---

[1] Die Feststellung dieser Maße war folgende: Der Winkel, welcher durch die sich schneidenden Kegelmäntel gebildet wird, wurde mit dem Anlegegoniometer auf 45° gestimmt. Zu dem Kreise der Grundflächen der Kegel wurde durch Sehnenhalbirung der Mittelpunkt gefunden und $r = 5,5$ mm bestimmt. $h = r.tg\ 22° 30' = 2,3$ mm.

Das Kegelgelenk, welches bloß durch Bänder zusammengehalten wird, gestattet hingegen nur sehr einseitige Bewegungen. Dafür besitzen diese aber eine ziemlich große Sicherheit, da sie wohl nur wenig von der Drehebene abweichen.

Diese geringen Abweichungen finden sich an Kegelgelenken, deren Bandbefestigung durch knöcherne Bindemittel unterstützt wird, fast gänzlich beseitigt, denn die starren Bahnen, in welchen die Gelenktheile gleiten, gestatten weder Seitenschwankungen, noch seitliche Verschiebungen.

Allerdings ist diese große Sicherheit der Bewegungen mit einer etwas beschränkten Beweglichkeit verbunden.

Das so eben besprochene Gelenk kann, wie wir oben gesehen haben, nur durch Kräfte bewegt werden, die tangential zu seiner Gelenkfläche gerichtet sind.

So finden wir denn auch hier eine alte Erfahrung bestätigt, die Erfahrung, dass ein Organ bei höherer Entwicklung an Vielseitigkeit seiner Leistungen verliert, diesen Verlust der Vielseitigkeit aber durch die Vollkommenheit seiner einseitigen Leistungen ersetzt.

Wir sehen also, dass hiernach die Gelenkverbindung an der Rückenflosse eines Synodontis eine sehr hohe Stufe der Entwicklung unter den Gelenken einnimmt.

Trotzdem erscheint sie uns nur als eine Übergangsform; vergleichen wir sie mit jenem Knochenhemmungsgelenke, welches der Rückenstachel des Stichlings aufweist und zwar in dem Maße als Übergangsform, als die ganze Flosse ein Mittelding zwischen Schutz- und Bewegungsorgan bildet.

Die Rückenflosse eines Synodontis enthält hinter dem als Waffe dienenden gezähnten Strahle 2 noch sieben kleinere Strahlen, welche eine zum Schwimmen dienende Haut stützen (Fig. 21).

Der Rückenstachel eines Stichlings zeigt keine weiteren Strahlen hinter sich, sondern bloß eine zarte Haut, die dem Fische beim Schwimmen wohl kaum eine Unterstützung gewährt.

Er erscheint somit seiner Bestimmung nach nur als ein Schutzorgan und erinnert bloß durch seine spurenhafte Schwimmhaut an ein Bewegungsorgan.

Diesen Verschiedenheiten in der Bestimmung der beiden verglichenen Gliedmaßen entsprechen genau Verschiedenheiten an ihren Gelenken.

Die Gelenkvorrichtung an der Rückenflosse eines Synodontis ist sehr zusammengesetzt. Sie umfasst zwei Gruppen von Gelenken:

Die eine Gruppe gehört dem als Schutzorgan dienenden Theile der Flosse an, d. i. dem ersten und zweiten Strahle, die andere Gruppe befindet sich an den Strahlen 3—9, also an jenem Theile der Flosse, welcher ein Bewegungsorgan darstellt.

Das Sperrgelenk an dem Rückenstachel eines Stichlings ist hiergegen viel einfacher. Es zeigt uns die erste Gruppe, die Gelenke der Strahlen 1 und 2 zu einem Gelenke vereinigt.

Am besten hoffe ich dieses durch Abbildungen zu erläutern. Fig. 18 stellt den Rückenstachel eines Stichlings, von der Seite her gesehen, dar.

Vergleichen wir ihn mit dem Strahle 2 der Rückenflosse eines Synodontis (Fig. 21), so bemerken wir, dass er im Gegensatze zu diesem ganz vereinzelt dasteht.

An Stelle des schlanken Strahles 1, der an den Strahl 2 durch Bandmassen befestigt ist (Fig. 21 Hemmknochen), finden wir beim Stichling ein Gebilde, das dem Strahle 1 kaum ähnlich sieht, da es vermöge seiner größeren Breite viel plumper erscheint und mit dem Rückenstachel in knöchernem Zusammenhange steht.

Trotzdem belehrt uns ein Blick von vorn her (Fig. 17), dass dieses Gebilde dem Strahle 1 physiologisch vollständig gleichwerthig ist, sowohl seiner Form nach, als auch in seinen Beziehungen zur Umgebung; denn genau wie Strahl 1 steckt es mit zwei säbelförmigen Fortsätzen in zwei scheideartigen Öffnungen einer horizontalen Knochenplatte und liegt dabei mit seiner Rückseite einer Gelenkfläche an, welche noch ausgeprägter die Eigenthümlichkeiten der Gelenkfläche des Strahles 1 zeigt.

Die Gelenkfläche, auf welcher der Strahl 1 hin und her gleitet, stellt, wie oben erwähnt, nur einen kleinen Theil der Oberfläche eines Körpers dar, den man sich als aus zwei mit den Grundflächen an einander gelegten Kegeln zusammengesetzt denken kann (Schema I).

Die Gelenkfläche dagegen, welcher der Rückenstachel eines Stichlings angefügt ist, giebt jenen Körper ziemlich vollständig wieder (Fig. 18 und 19).

Auch die scharfe Kante, welche durch die beiden sich schneidenden Kegelmäntel gebildet wird, erscheint an ihr zu einer Leiste entwickelt, die genau den Raum zwischen den beiden säbelförmigen Fortsätzen ausfüllt und so eine ganz besonders geeignete Führungslinie für die Bewegungen des Stachels abgiebt (Fig. 18 *L*).

Trotzdem nun nach den obigen Darlegungen die Hemmvorrichtungen am Rückenstachel des Stichlings und Synodontis so

große Ähnlichkeit mit einander haben, so wäre es doch unrichtig den Stachel 1 des Synodontis dem Gelenktheil am Stachel des Stichlings gleichzusetzen.

Es müsste denn vorher der Nachweis geliefert werden, dass das Gelenkende des Stichlingsstachels eine ähnliche Entwicklung durchmache, wie sie am Strahle 1 der Welse vergleichend anatomisch und entwicklungsgeschichtlich nachweisbar ist. —

Betrachten wir diesen Strahl 1 bei den verschiedenen Welsarten, so finden wir, dass er eine sehr verschiedenartige Form annehmen kann.

Bei Synodontis, Arius und anderen Welsen mit stark entwickeltem Rückenstachel hat er die in Fig. 20 dargestellte Form. Bei Welsen jedoch mit kurzem, dünnen Rückenstachel erscheint er oft so sehr verkleinert, dass er ein kleines, flaches, knöchernes Dreieck bildet, an dessen Grundlinie bloß ein Einschnitt vorhanden ist.

Die langen säbelförmigen Spitzen des Hemmknochens von Synodontis fehlen vollständig.

Besonders deutlich tritt dieses an jenen höchst auffallend geformten Welsen des Niles hervor, welche die Araber Schilbe nennen.

Diese Fischart besitzt auch einen sehr zurückgebildeten Rückenstachel. Vollständig fehlt die Rückenflosse am elektrischen Nilwelse.

Unser mitteleuropäischer Wels zeigt eine stark zurückgebildete Rückenflosse. Der kleine dreieckige Knochen ist an ihr nicht vorhanden. Auch am Silurus asotus aus Peking vermisse ich diesen Knochen. Fraglich erscheint die Rückbildung des Strahles 1 an den Bagrusarten des Niles.

Ihre große Fettflosse und die Zahl der Rückenflossenstrahlen (D. 2/10) und die Form des verhältnismäßig kurzen, zweiten Strahles deuten eher auf den Übergang einer Rückenflosse in einen Stachel, als auf die Rückbildung eines ausgebildeten Stachels.

Sehr stark entwickelte Stachel stehen meist vor Flossen, die wenig Strahlen enthalten oder fast ganz geschwunden sind (vgl. Taf. VI).

Mir erscheint es daher unentschieden, ob an den Rückenflossen des Bagrus eine Rückbildung oder Fortbildung vorliegt.

Es wäre ja möglich, dass irgend welche Lebensbedingungen eine beginnende Rückbildung der jetzigen Form der Flosse verursachen. Es wäre aber auch denkbar, dass der Strahl 1 des Bagrus in der Umbildung zu einem Hemmknochen begriffen ist.

Wir haben ja oben gesehen, dass die Stacheln sehr nahe verwandter Fische recht verschiedene Bildungen an ihren Gelenken aufweisen (s. pag. 303): Chorinemus saliens und Chorinemus toloo.

Auch unter den Karpfenarten finden sich einige, deren vordere Strahlen auf die Umbildung des ersten Flossenstrahles in einen Hemmknochen hinzudeuten scheinen. Die vorderen Rückenflossenstrahlen vieler

Karpfenarten

zeigen eine Bildung, die sehr an die Rückenflosse der Welse erinnert. Schon auf guten Abbildungen (Bloch, Cuvier et Valenciennes) ist dieses deutlich wahrnehmbar.

Untersucht man diese Strahlen genauer, so findet man, dass sie nicht durch eine Schwimmhaut mit einander verbunden werden, sondern durch ein sehniges Bindegewebe.

Brachs und Schleihe

haben vor dem großen Knochenstrahl einen kleineren Strahl, der, von vorn betrachtet, sehr an den ersten kurzen Rückenstachel der Welse erinnert (vgl. Fig. 25 *a* und Fig. 28 . Von der Seite gesehen (Fig. 25 *a'*) ist allerdings die Krümmung der Spitzen am Gelenkende des Strahles bedeutend geringer, als bei Synodontis (Fig. 20). Sie ist etwa so wie bei Bagrus.

Mit dem Einschnitt zwischen diesen Spitzen reitet der Strahl des Brachses auf einer Knochenwand und liegt mit seiner hohlen Rückseite einer Erhebung an, die aus einem Knochenfortsatze und dem ersten Basale gebildet wird (Fig. 30). — Wir sehen also, dass die ganze Stellung des Strahles 1 beim Brachs und bei der Schleie genau so ist, wie bei den Welsen.

Auch die Form des Strahles 1, seine beiden Spitzen, seine Höhlung finden wir an vielen Welsen so, dass man den Strahl 1 eines Welses häufig mit dem eines Brachses und auch Karpfen verwechseln könnte.

Es sind daher nicht sehr bedeutende Veränderungen erforderlich, um den Strahl 1 eines Brachses so umzuformen, dass er die Gestalt des Hemmknochens von Synodontis annimmt.

Denken wir uns den Strahl 1 des Brachses von so starren Knochenmassen umgeben, wie das beim Hemmknochen des Synodontis der Fall ist, und unter bedeutendem Drucke auf der Knochenerhebung, welche seiner Rückseite anliegt, bald festgestellt, bald hin und her bewegt, so entsteht aus der Knochenerhebung ein Knochenkegel und aus dem Strahle 1 ein Hemmknochen, wie bei Synodontis.

Das Einschleifen von Gelenkflächen geht schnell von statten.

In der Sammlung der Dorpater chirurgischen Klinik findet sich die Hälfte eines menschlichen Beckens mit zwei über einander liegenden, wohlausgebildeten Gelenkpfannen.

Der Oberschenkelkopf war ausgerenkt worden, und es hatte sich eine neue Pfanne ausgeschliffen, da man ihn in seine alte Pfanne nicht wieder zurückbrachte.

Die Entwicklung von Knochenzapfen, wie sie die säbelförmigen Spitzen des Hemmknochens darstellen, kann man häufig in der Nähe von Gelenken beobachten (Tornier).

Selbstverständlich wären für derartige Umbildungen gewisse Lebensbedingungen erforderlich. Der Fisch müsste genöthigt sein, seine Stacheln häufig lange Zeit hindurch ununterbrochen aufrecht zu erhalten.

Nur dann können aus Flossenstrahlen Stacheln mit Hemmvorrichtungen entstehen.

Ist dieses nicht der Fall, so entstehen bloß solche Strahlenbildungen, wie wir sie so eben am Brachs betrachtet haben, und auch diese Bildungen können rückgängig werden, wenn der Fisch ihrer nicht mehr bedarf, in Folge veränderter Lebensbedingungen.

Leider ist es mir nicht gelungen, Angaben über den Zweck des gezähnelten Stachels am Karpfen zu finden. Es kann fraglich erscheinen, ob er überhaupt als Waffe dient.

Der Hecht im Karpfenteiche hat ein sehr bequemes Leben. Könnte der Karpfen seine Stacheln feststellen wie ein Stichling, so wäre er ein höchst ungeeignetes Nahrungsmittel für den Hecht; denn diesem sind schon oft die kleinen Stacheln der Stichlinge todbringend gewesen.

Vielleicht benutzt der Karpfen seine Rücken- und Afterstacheln dazu, um sich durch Wasserpflanzen vorwärts zu arbeiten.

Die scharfen Zähne an den Stacheln könnte er verwenden, um sich von Schlingpflanzen zu befreien, in die er sich verwickelt hat. Jedenfalls deuten die sehr entwickelten Muskeln an der Rücken- und Afterflosse darauf hin, dass er sehr ausgiebige Bewegungen mit ihnen ausführen kann.

Eingehendere Angaben über den Zweck der Karpfenstacheln wären sehr erwünscht, und derartige Angaben müssten sich leicht zusammenstellen lassen, ist doch der Karpfen so zu sagen ein Hausthier.

»In Böhmen war die Karpfenzucht im 13. Jahrhundert bereits

entwickelt und wurde während der Regierung Karl IV. im 14. Jahrhundert sehr ausgedehnt. Wittingau besitzt einige Teiche aus dem 14. und sehr viele Karpfenteiche aus dem 15. und 16. Jahrhundert.«

So schreibt mir Herr Josef Susta, Leiter der Fischzüchtereien des Fürsten Schwarzenberg in Wittingau (Böhmen).

Auch über die Lebensweise des Synodontis ließen sich Beobachtungen sammeln. Dufossé giebt an, dass die reichen Kairener den Synodontis (arabisch Schaal) in »Baquets remplis d'eau« halten.

Verknöcherungen

von Gelenktheilen finden wir auch an den Flossenstrahlen der verschiedenen Karpfenarten, wie an allen Fischen, deren Flossenstrahlen in Stachel übergehen.

Dieses tritt sehr deutlich hervor, wenn wir die Basalia eines Brachses mit denen eines Herings und Dorsches vergleichen.

Der Brachs nimmt eine Mittelstellung zwischen den Heringen und den Welsen ein.

Die Basalia des Herings und des Dorsches sind an der Rückenflosse so weich, dass man sie sehr bequem mit einem Messer schneiden kann. Beim Brachs sind die zehn vorderen Basalia knochenhart und erst das elfte ist mit einem Messer schneidbar.

Der erste Strahl liegt, wie erwähnt, mit seinem Einschnitte vor dem ersten Basale, der zweite Strahl und die folgenden umklammern mit zwei spitzen Fortsätzen ein Basale (Fig. 25 *b*), welches auf dem Flossenträger beweglich ist. Denkt man sich die spitzen Fortsätze des Strahles mit einem Basale verknöchert, so hat man ein Gelenkende, wie es die drei Gelenkknorren des Rückenstachels der Welse darstellen. Diese Entstehungsweise ist um so wahrscheinlicher, als am dritten Rückenstrahl vieler Welse das Basale noch vollkommen beweglich ist.

Die Gelenke an den vorderen Strahlen des Karpfen (Cyprinus carpio) zeigen eine andere Bildung als die des Brachses und der Schleihe.

Beim Karpfen stehen vor dem großen gezähnelten Stachel drei kleinere Strahlen an Stelle des einen Strahles beim Brachs und bei der Schleihe. Das Basale unter dem gezähnelten Stachel des Karpfen (Strahl 4) ist stark zurückgebildet. Meist ist die Mitte desselben so sehr geschrumpft, dass hier eine Vertiefung zu Stande kommt und so das Basale die Form eines Sattels annimmt. Häufig

fehlt auch noch der hintere Theil des Sattels, so dass also nur der vordere Theil des Basale vorhanden ist. Der Sattel ließ sich mit einer Pincette bequem hin und her bewegen und mit einem Messer vom Flossenträger abtrennen.

Der Karpfenstachel hat, entsprechend dem rückgebildeten Basale, nur zwei Gelenkknorren und nicht drei, wie der Rückenstachel (Fig. 26) des Welses. Denselben Befund wie an Cyprinus carpio hatte ich auch an Barbus Bini (Nil).

Es hat also die Entwicklung des Karpfenstachels einen anderen Gang genommen als die Stachelbildung beim Welse. Wir können daher nicht den Karpfenstachel als Vorstufe für die Bildung des Rückenstachels eines Welses betrachten.

Eher schon könnte der Stachel des Synodontis aus Flossenstrahlen entstanden sein, die den Strahlen der Rückenflosse eines Brachses ähnlich sind. Die Brachsflosse könnte wiederum aus einer Flosse sich entwickelt haben, wie wir sie am Heringe oder Dorsch finden.

Untersuchungen an ganz jungen Welsen mit anhängender Dotterblase zeigten allerdings Verhältnisse, welche an die Rückenflosse des Brachses erinnern.

Fig. 27 stellt die Rückenflosse eines 4 cm langen Arius mit anhängender Dotterblase dar. Die Wirbelsäule desselben bildete noch einen häutigen Schlauch.

Bedeutend fester als die Wirbelsäule ist die Flosse und deren Träger. Ich konnte sie mit einer Staarnadel unter einer Lupe von fünffacher Vergrößerung bequem darstellen. Vergleichen wir Fig. 24 mit 21, so finden wir Unterschiede, die um so bemerkenswerther erscheinen, als die Rückenflosse eines erwachsenen Arius sich kaum von der eines Synodontis unterscheidet.

Zunächst fällt auf, dass die Flossenträger des Arius getrennt von der Wirbelsäule stehen und dass der zweite Flossenträger fast vollständig horizontal gelagert ist (Fig. 24 und 27).

Die Strahlen hinter dem Stachel liegen auf sechs von einander getrennten Flossenträgern. Bei Synodontis (Fig. 21) sind diese Flossenträger zu einer Platte mit einander verschmolzen.

Vor dem großen langen Strahle, welcher dem Strahle 2 eines Synodontis entspricht, liegt bei Arius ein kleiner dreieckiger Hohlkörper, dem der Hemmknochen des Synodontis gleichzustellen ist (Fig. 24). Er gleicht mehr dem Strahle 1 eines Brachses als dem Hemmknochen eines Synodontis (vgl. Fig. 20 mit Fig. 25 *a*, *a'* und

Fig. 28 *a*, *a'*). Dieser unentwickelte Hemmknochen des Arius liegt einem sattelförmigen Körper auf, der in Fig. 27 als »Sattel« bezeichnet ist. Der Hemmknochen ist noch vollständig weich. Wickelt man ihn ab, so bemerkt man, dass er der Lehne des Sattels horizontal aufgelagert ist.

Ein ähnlicher Sattel entsteht bei Cyprinus carpio und Barbus Bini aus zurückgebildeten Basalia (pag. 320).

Es wäre möglich, dass der Sattel des Arius einen ähnlichen Ursprung hat, besonders da er aus mehreren Theilen sich zusammensetzt. Basalia vor dem ersten Strahle ohne Strahl kommen vor. Ich fand ein wohlausgebildetes Basale vor dem ersten Strahle bei Acanthobrama Bogdanowii (Turkestan, Sir-Dar-ja) (22).

Der Acanthobrama hat gleich dem Brachs nur einen kurzen Strahl vor dem großen Knochenstachel, dessen Länge $^1/_4$ der Gesammtlänge des Fisches beträgt.

Der Strahl 2 des Arius hat eine recht beträchtliche Länge, $^1/_4$ der Gesammtlänge des Fisches. Sein Gelenkende erscheint auffallend umfangreich.

Es wird von einem Bogen durchsetzt, wie der Strahl 2 des Synodontis von seinem Knochenbogen (Fig. 20). Natürlich ist bei unserem Embryo der Bogen noch weich und biegsam.

Wir finden also den Gelenktheil des Strahles 2 am Arius schon recht weit entwickelt, obgleich der Strahl 1 noch sehr von seiner späteren Form abweicht und das Gelenk desselben kaum an den Knochenkegel erinnert, auf dem der spätere Hemmknochen hin- und hergleitet.

Offenbar wurde von den Welsen das Gelenk des Hemmknochens erst später erworben als das Gelenk des Strahles 2.

Unser Arius hätte noch viele Bewegungen mit seinem unentwickelten Hemmknochen ausführen müssen, um ein Gelenk einzuschleifen, wie man es am erwachsenen Arius findet. Er hatte seine ererbte Form erst »zu erwerben, um sie zu besitzen«.

Die wohl entwickelten Muskeln des Strahles 1 und 2 befähigen ihn auch hierzu. Sie liefern auch hier den Beweis, dass die Form eines Gelenkes zum großen Theil ein Werk seiner Muskeln ist.

Nicht minder auffallend als die Form des Strahles 1 ist die Stellung der Form der Strahlenträger. Auch diese weisen auf die Abstammung von einem flossentragenden Fische hin. Wie erwähnt, sind sie nicht mit der Wirbelsäule verschmolzen wie am erwachsenen Arius, sondern getrennt von ihr wie bei einem flossentragenden Fische.

Auch sind sie schräg gestellt wie die Träger weicher Flossenstrahlen.

Die harten Knochenpfeiler, auf welchen die Stacheln eines erwachsenen Synodontis, Chorinemus, Triacanthus, Acanthurus u. a. ruhen, haben eine senkrechte Richtung zur Wirbelsäule, der festen Stützung halber (vgl. Fig. 5, 11, 21, 24, 29).

Beim Barsch stehen die Träger der vorderen harten Stachelstrahlen senkrecht, die Träger der letzten weichen Strahlen unter einem Winkel von 45° (vgl. Günther's Ichthyol. pag. 35 und Cuvier's Abbild. des Barschskelettes bei Brehm). Es geht also beim erwachsenen Arius die Schrägstellung der vorderen Strahlenträger in eine senkrechte über, hierbei erleidet der erste Träger eine Drehung von 45°, der zweite eine Drehung von nahezu 90°.

Fassen wir alle diese Beobachtungen zusammen, so erkennen wir:

1) Der Hemmknochen an der Rückenflosse der Siluroiden entwickelte sich aus einem Flossenstrahle, wie ihn der Brachs und die Schleihe besitzt.

2) Die senkrechte Stellung der Strahlenträger ist nicht ererbt, sondern erworben.

3) Ausgedehnte Verknöcherungen begleiten die Entwicklung der Hemmvorrichtung.

Genauer zu untersuchen ist die Entstehung des Knochenkegels aus einem Basale. Hierzu wären möglichst junge Embryonen erforderlich. Die Aussicht derartige zu erhalten ist vorhanden, da das Männchen von Arius die Eier in seinem geräumigen Schlunde trägt, und auch die auffallende Größe der Eier, 5—10 mm im Durchmesser, lässt sie sehr geeignet für Untersuchungen erscheinen (vgl. Günther, pag. 108 und 110).

Gelenkformen, welche den so eben beschriebenen sehr ähnlich sind, finden sich an der Rücken- und Afterflosse von

Acanthurus (18, 23).

(Taf. VI Fig. VI.)

Eine Vergleichung von Fig. 29 und 32 auf Taf. VIII mit Fig. 20, 21 und 23 zeigt ihre große Ähnlichkeit, die um so bemerkenswerther erscheint, als Acanthurus und Synodontis einander vollständig fernstehen. Der Hemmknochen des Acanthurus unterscheidet sich nur wenig von dem des Synodontis. Die Unterschiede sind folgende: Betrachtet man ihn von vorn her (Fig. 31), so bemerkt man, dass

sein unteres Ende nicht gespalten ist wie bei den Welsen. Von der Seite gesehen zeigt er in seiner Mitte einen horizontalen Fortsatz, mit dem er sich auf einen Knochenvorsprung stützt, der in Fig. 29 als Achse bezeichnet ist.

Schon auf pag. 295 bei Monacanthus wurde auf diesen Fortsatz vergleichend hingewiesen.

Die Muskeln greifen wie bei Synodontis genau in der Peripherie an, von welcher die Krümmung des Hemmknochens einen Theil bildet. Streck- und Beugemuskeln haben einen gemeinsamen Ursprung (Fig. 29) und umschlingen halbkreisförmig den Gelenkkörper, welchem Strahl 1 und 2 angefügt sind.

Dieser Gelenkkörper ist ein Doppelkegel, welcher die Höhlung des Hemmknochens ausfüllt. Der zweite Strahl ist durch einen Knochenbogen befestigt (Fig. 32).

Besonders auffallend ist am Doppelkegel eine radiäre Streifung, auf die schon Dönitz aufmerksam macht. Sie entsteht durch Furchen, welche den Knochenkegel und auch den Knochenbogen des Strahles 2 zerklüften.

Da ich diese Zerklüftung bisher nur an Acanthurus und einem nahen Verwandten desselben, dem Naseus fand, so weiß ich sie nicht recht zu deuten. Sie könnten durch Schrumpfungen bedingt sein, die in Folge der Rückbildungen eintreten, welche sowohl an Naseus als Acanthurus sehr deutlich hervortreten.

Bei Naseus sind die Erscheinungen der Rückbildung sehr ausgesprochen.

1) Sind nach den Darstellungen von Günther (15) die Strahlen und Stacheln seiner Rücken- und Afterflosse in der Jugend bedeutend länger als in den mittleren Lebensjahren.

2) Fehlt demselben vollständig die obere Hälfte des Strahles 1, wenn wir ihn mit Acanthurus vergleichen (Fig. 31).

Sägt man von dem Strahle 1 des Acanthurus die obere Hälfte ab, so hat man in der unteren Hälfte genau die Form, wie sie der Strahl 1 der Rücken- und Afterflosse des Naseus darstellt.

Jedenfalls wird wohl dieser spurenhafte Strahl von Naseus nur wenig bewegt und es können daher auf der schrumpfenden Gelenkfläche, welcher er aufliegt, Ablagerungen der verschiedensten Form entstehen. Auch bei Acanthurus lässt sich eine Rückbildung der Rücken- und Afterflosse nachweisen, wenn man die frühesten Jugendformen von Acanthurus mit späteren vergleicht (s. Taf. VI Fig. VI).

Ein Verwandter des Acanthurus aus dem Eocän des Monte

Bolca, der Calamostoma, besitzt auffallend stark entwickelte Rückenstacheln (Taf. VI Fig. VII). Bemerkenswerth erscheint, dass diese ausgestorbene Art mit den stark entwickelten Rückenstacheln nicht mit jenem Schwanzstachel ausgerüstet ist, die dem Acanthurus chirurgicus seinen Namen Seebader oder Schnäpperfisch verschafft haben. Dieser Schnäpper ist wegen seiner Verletzungen von den Fischern sehr gefürchtet und daher gewiss geeignet, die rückgebildeten Rückenstachel zu ersetzen.

Bei Naseus bildet sich im mittleren Lebensalter ein Nashorn aus, so dass es fast scheinen könnte, als wenn ihn dieses Nashorn für die Rückbildung seiner Rücken- und Afterstacheln entschädigen sollte.

Die oben erwähnten radiären Furchen finde ich bei

Acanthurus hepatus und *Naseus unicornis*

an der Rücken-, After- und Bauchflosse. Der Hemmknochen zeigt innen gleichfalls eine entsprechende Streifung. Die Bauchflosse ist durch einen Knochenbogen eingelenkt.

Die Gelenkflächen der Brustflosse sind glatt, d. h. ohne radiäre Furchung.

Die Ergebnisse

der bisherigen Beobachtungen und Erwägungen lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1) Die Stacheln an den unpaarigen Gliedmaßen der Knochenfische gingen aus Flossen hervor, indem ein Theil der Flossenstrahlen schwand, der übrige Theil durch Verwachsungen und Verknöcherungen zu Stacheln sich umbildete.
2) Diese Umbildung von Flossen in Stacheln zeigen folgende Fischarten:
   a. Karpfen, Karausche, Brachs, Schleihe, Barbus Bini.
   b. Die Welsearten (Synodontis, Arius, Bagrus?).
   c. Die Barschearten (Perca, Acerina, Amphacanthus).
   d. Stichlinge (Gasterosteus).
   e. Triacanthus (Acanthopleurus serratus, Triacanthus).
3) Die Rückbildung von Stacheln zeigen:
   a. Balistes, Monocanthus.
   b. Chorinemus.
   c. Ramphosus, Centriscus, Amphisile.
   d. Calamostoma, Acanthurus, Naseus.
   e. Die Welsearten (Schilbe, Silurus glanis, Silurus asotus).

Diese Liste halte ich keineswegs für vollständig. Sie ist durch weitere Forschungen zu vervollständigen.

In Lütken's Spolia atlantica ist ein reiches Material für derartige Forschungen enthalten.

4) An den als Schutzwaffen dienenden Stacheln finden sich folgende Vorrichtungen, welche das dauernde Aufrechthalten derselben erleichtern:
   a. Nach vorn geneigte Stellung der vorderen Rückenstacheln (Barsche) (pag. 289).
   b. Gekreuzte Stellung der Rückenstacheln (Monocentris), pag. 290.
   c. Sperrvorrichtungen (Balistes, Zeus) (pag. 290, 291).
   d. Sehnenverknöcherungen, knöcherne Umschließungen der Gelenke zur Erzeugung von Reibungswiderständen in den Gelenken (Barsch, Zander, Amphacanthus, Triacanthus, Chorinemus, Centriscus, Gasterosteus, Synodontis, Acanthurus).
   e. Vollständige Verknöcherungen des Stachelgelenkes, Amphacanthus, Chorinemus (vorderster Strahl). Taf. VII Fig. 11, Taf. VI Fig. V und VIII.
5) Diesen Umbildungen der Strahlen entsprechen Umformungen der Strahlenträger.
   a. Durch Verwachsungen und Verknöcherungen der schlanken, beweglichen Strahlenträger entstehen unbewegliche, massive Knochenpfeiler und Knochenplatten.
   b. Die schräge Stellung der Strahlenträger geht in eine senkrechte über, der besseren Stützung halber.
6) Die Knochenbildungen in der Umgebung der Gelenke werden durch die Verlaufsrichtung der Stachelmuskeln beeinflusst.

Besonders deutlich tritt dieses hervor bei Balistes an den sich kreuzenden stabförmigen Fortsätzen, die zum Niederlegen des Hemmknochens dienen (Taf. VII Fig. 1). Übrigens ist dieser Einfluss der Muskeln an den unpaarigen Gliedmaßen weniger deutlich als an den paarigen, aus Gründen, die wir unten genau kennen lernen werden.

7) Ein Vorbild für die Entstehung des Hemmknochens an dem Rückenstachel von Arius ist der erste Strahl der Rückenflosse des Brachses (pag. 32 unten). Vgl. Fig. 28 mit Fig. 25 *a*.

Der Rückenstachel der Karpfen kann nicht als Vorstufe für den Rückenstachel des Arius gelten. Am Rückenstachel des Karpfen ist das Basale fast vollständig zurückgebildet, während es bei Arius im Rückenstachel als mittlerer Gelenkknorren fortbesteht.

Selbstverständlich sollen die vorstehenden Angaben nicht darauf hindeuten, dass der Arius vom Brachs abstamme. Derartige Stammbäume liest man häufiger, jedoch bin ich kein Freund derselben.

Die paarigen Gliedmaſsen der Fische

zeigen dieselben Umbildungen von Flossenstrahlen in Stacheln wie die unpaarigen. Jedoch ist der Einfluss, den diese Umbildungen auf die Umgebung der Gelenke ausüben, an der Brust- und Bauchflosse deutlicher wahrnehmbar als an der Rücken- und Afterflosse.

Als Ausgangspunkt für diese Betrachtungen eignen sich am meisten die Bauchstacheln von

Triacanthus (13, 14).

Ihre Bestimmung als Waffe zu dienen, ist schon in der ganzen Form der Stacheln ausgesprochen (Taf. VI Fig. I).

Auch fand ich hinter den Bauchstacheln keine Spur von Strahlen, die an eine Flosse erinnern könnten.

Nur der Triacanthus anomalus zeigt nach den Abbildungen der Fauna japonica zwei dünne schlanke Strahlen hinter dem Stachel.

Schon beim Beschauen der Abbildung eines Triacanthus liegt die Vermuthung nahe, dass seine Bauchstacheln durch Hemmvorrichtungen feststellbar seien. Diese Vermuthung findet man selbst an alten Alkoholpräparaten bestätigt, sobald man es versucht, einen aufgerichteten Bauchstachel niederzulegen.

Im Museum der Akademie der Wissenschaft zu Petersburg wurde ich aufgefordert, die Bauchstacheln einiger Trincanthus niederzulegen, die viele Jahre hindurch mit aufgerichteten Stacheln in Alkohol gelegen hatten, weil man die Stacheln nicht niederzulegen wusste.

Ich hatte von den arabischen Fischern am Nil es gelernt, die Bruststacheln von Synodontis niederzulegen.

Man braucht nur einen Stachel um seine Längsachse zu drehen und spielend leicht gelingt es, ihn zu beugen. Da ich durch denselben Handgriff die Bauchstacheln von Triacanthus niederlegen konnte, so vermuthete ich an diesem eine ähnliche Hemmvorrichtung, wie bei Synodontis.

Eine genauere Untersuchung zeigt allerdings bedeutende Formenverschiedenheiten zwischen den Gelenktheilen beider Fischarten.

lieferte jedoch den Nachweis, dass hier dieselbe mechanische Aufgabe nur in veränderter Form gelöst war.

Entfernt man einen Bauchstachel von Triacanthus aus seiner Gelenkhöhle, so bemerkt man, dass sein Gelenkende aus zwei neben einander liegenden Gelenkknorren besteht, deren Form sehr an das untere Ende eines menschlichen Oberschenkelknochens erinnert.

Diese beiden Gelenkknorren werden durch Seitenbänder und mittlere Kreuzbänder in zwei neben einander liegenden Gelenkgruben erhalten. Unterhalb der Gelenkknorren entspringt an der Rückseite des Stachels ein kantiger Fortsatz (Fig. 33, Hemmfortsatz) der an einer schrägen Knochenwand hin und her gleitet, wenn der Stachel auf und ab bewegt wird.

Erhebt man den Stachel, so gleitet der Fortsatz an der schrägen Knochenwand ungehemmt bergab. Versucht man jedoch den Stachel niederzulegen, so muss der Fortsatz bergauf rutschen und hemmt jede Bewegung, falls man nicht den Stachel so um seine Längsachse dreht, dass der Hemmfortsatz von der schrägen Knochenwand abgehoben wird.

Wir sehen also, dass es sich hier um ähnliche Verhältnisse handelt, wie bei einer Thür, die sich gesenkt hat. Diese kann bei abschüssigem Fußboden nur dann geöffnet werden, wenn man sie in ihren Angeln ein wenig hebt. Sobald man sie sinken lässt, stemmt sie sich gegen den Fußboden und ein weiteres Öffnen wird unmöglich, während das Schließen der Thür durch einfaches Schieben gelingt; denn die Thür gleitet hierbei bergab auf dem zur Schwelle hin abschüssigen Fußboden. Das Abheben des Hemmfortsatzes von seiner schrägen Knochenwand bewirkt der Beugemuskel des Stachels, da sein Verlauf nach außen und oben gerichtet ist (Fig. 33 → *M'*). Er entspringt von einer Knochenleiste *L*, die nach vorn, oben und außen verläuft und setzt sich an den Hemmfortsatz.

Der Hemmfortsatz ist somit nichts Anderes, als einer jener Knochenzapfen, die häufig in der Nähe von Gelenken beobachtet werden.

Beim Barsch dienen sie an der vorderen Seite der Stacheln dazu, die Streckbewegungen nur bis zu einem bestimmten Punkte zu gestatten. Bei Zeus faber (Taf. VII Fig. 3) stellen sie einen aufgerichteten Rückenstachel fest. An den Strahlen der Bauchflosse des Karpfens sind sie besonders stark entwickelt. Sie dienen hier als Muskelansätze und bilden so Hebel für die Bewegungen der Flosse.

Da gewöhnlich diese Knochenzapfen paarig an den Stacheln

vorkommen, so kann man vermuthen, dass der Hemmknochen an dem Bauchstachel von Triacanthus aus zwei Knochenzapfen entstanden ist, indem diese mit einander verwuchsen.

Auch der breite, flache Beugemuskel, welcher sich an den Hemmknochen setzt, könnte aus der Vereinigung zweier Muskeln hervorgegangen sein. Jedoch ist es auch möglich, dass der eine der beiden Muskeln sich zurückbildete.

An den Bauchstacheln von Monocentris japonicus und Gasterosteus aculeatus ist auch nur ein unpaariger Beugemuskel vorhanden.

Bei Gasterosteus ist er sehr kurz, da er sich unweit der Gelenkachse an den Stachel setzt und schon geringe Zusammenziehungen ausreichen, um sehr ausgiebige Drehungen des Stachels zu bewirken.

Bei Triacanthus dagegen muss der Beugemuskel sehr lang sein. Er setzt sich weit entfernt von der Gelenkachse an den Hemmknochen und kann nur durch sehr ausgiebige Zusammenziehungen den Stachel um 90° drehen. Auch hat er den Stachel nicht bloß streng in seiner Drehebene zu bewegen, wie der Beugemuskel des Gasterosteus (siehe pag. 308), sondern er hat gleichzeitig den Stachel leicht um seine Längsachse zu drehen, damit der Hemmfortsatz ein wenig von der Knochenwand abgehoben werde.

Daher genügt es auch nicht, dass der Muskel in der Drehebene des Stachels verläuft, er muss auch schräg nach außen gerichtet sein. So finden wir denn auch die Knochentheile, von denen der Muskel entspringt, so gebaut und gerichtet, dass er dem Muskel diese Ansatzpunkte gewährt. Hieraus erkennt man leicht, wie sehr die Hemmvorrichtung den Verlauf des Muskels beeinflusst und wie der ganze Bau des Stachelträgers sich der Verlaufsrichtung des Muskels anpasst. —

Das Aufrichten des Stachels bewirken zwei Muskeln (Fig. 33 *M*), die vor der Knochenleiste *L* entspringen und sich, jeder mit einer Sehne, vorn an den Stachel setzen.

Vergleichen wir den Träger der Bauchstacheln von Triacanthus mit dem Bauchflossenträger anderer Fischarten, so bemerken wir bedeutende Formverschiedenheiten.

Beim Karpfen sind die Bauchflossen an zwei flachen Knochenplatten eingelenkt, die horizontal liegen und zwei rundliche Fortsätze entspringen von ihnen zum Schwanzende des Fisches hin (Fig. 36 *S*).

Dieses sogenannte Becken der Fische hat bei Triacanthus eine ganz andere Gestalt. An Stelle der zwei flachen, horizontalen

Flossenträger findet man einen pfeilerartigen länglichen Knochen, der nicht horizontal liegt, sondern nach vorn und oben gerichtet ist (Fig. 33 *L*) und so seiner Form und Stellung nach an den Träger eines Rückenstachels von Triacanthus erinnert.

Wir sehen also auch an den Bauchflossen, dass, bei der Umbildung von Flossen in Stachel, die Flossenträger sich der senkrechten Stellung nähern, der besseren Stützung halber. Nur tritt an der Bauchflosse diese Änderung der Stellung nach viel deutlicher hervor, als an der Rückenflosse.

Die Träger[1] der Bauchflossen eines Karpfen verlaufen parallel zur Wirbelsäule, während der Träger des Bauchstachels von Triacanthus unter einem Winkel von 60° zur Wirbelsäule gerichtet ist.

Solche Richtungsunterschiede von 60° habe ich an dem Strahlenträger der Rückenflossen nicht gefunden. —

Übrigens erreicht der Träger der Bauchstacheln die Wirbelsäule nicht, sondern stützt sich gegen den Schultergürtel, ungefähr dort, wo die Brustflossen eingelenkt sind.

Offenbar ist diese Stützung nicht ausreichend, denn zwei flache Hautknochen, die jederseits vom oberen Ende des Schultergürtels nach unten hin verlaufen, vervollständigen die Stützung. In einigen Handbüchern finde ich diese flachen Knochen als »Postclaviculae« bezeichnet (z. B. Günther, Ichthyologie pag. 37 Fig. 25, 50). Diese beiden Hautknochen verbinden sich mit dem spitzigen Knochen, der vom Flossenträger wagerecht zum Schwanzende des Fisches hin sich fortsetzt (Fig. 33 *L*).

Es bilden also der Schultergürtel, der Stachelträger und die beiden Hautknochen (Postclaviculae) ein Gerüst, welches aus drei mit einander verbundenen Elementen besteht.

Derartige dreieckige Gerüste sind nun aber in der Baukunst als die festesten anerkannt.

Bei der Herstellung von Balkengerüsten ist man z. B. stets bemüht, zwei Balken, die unter einem Winkel an einander gefügt sind, durch ein Verbindungsstück, »Strebe«, zu einem Dreiecke abzuschließen.

[1] Den Ausdruck »Becken« vermeide ich absichtlich, da bisher an dem Knochengerüste der Fische noch nicht Theile nachgewiesen wurden, die dem Becken der übrigen Wirbelthiere entsprechen. Vgl. E. v. Rautenfeld, Morphologische Untersuchungen über das Skelet der hinteren Gliedmaßen. Dissertatio inauguralis. Dorpat 1882. Laakmann.

Derartige »Verstrebungen« kann man bei der Betrachtung von Knochengerüsten sehr häufig wahrnehmen und durch sie den Zweck vieler Knochenbildungen erkennen.

Auch am Träger von Monocentris japonicus fand ich ähnliche Stützungsverhältnisse. Auch hier ist der ziemlich massive Bauchstachelträger zur Längsachse des Fisches unter einem Winkel von etwa 60° gerichtet und stützt sich gegen den Schultergürtel.

Die als »Streben« dienenden »Postclaviculae« sind allerdings viel schwächer entwickelt, sls bei Triacanthus. Da der sehr feste Hautpanzer von Monocentris japonicus gleichsam ein zweites äußeres Knochengerüst bildet, so ist eine derartig feste innere »Verstrebung« wie bei Triacanthus nicht erforderlich. Es wäre denkbar, dass bei den Vorfahren von Monocentris die Postclaviculae stärker entwickelt waren, als jetzt und sich mit der Erwerbung des knöchernen Hautpanzers zurückbildeten.

Auch die vorderen Wirbel von Monocentris sind weniger fest an einander gefügt, als bei anderen Fischarten.

Ihre Beweglichkeit kann in keiner Weise beim Monocentris zur Verwendung gelangen; denn der starre Panzer schließt Bewegungen in denselben aus.

Es wären die Wirbel des Kofferfisches (Ostracion), die ja unvollkommen geschlossen sind, daraufhin zu untersuchen, ob nicht Beziehungen zwischen dem Entwickelungszustand der Wirbelsäule und dem Vorhandensein eines Hautpanzers bestehen. —

Die Stützung von Bauchstacheln durch Hautplatten kann man am Stichling beobachten.

Die Bauchstacheln des langgestreckten Gasterosteus marinus (15 Rückenstacheln) sind eingelenkt auf zwei länglichen stabförmigen Knochenplatten, die vollständig von einander getrennt liegen und an die Bauchflossenträger des Karpfen erinnern (Fig. 36). Bei Gasterosteus marinus sind nur an Stelle der zwei rundlichen Knochenzapfen hinter dem Gelenk (Fig. 36) zwei flache Fortsätze vorhanden.

Die flachen vorderen Fortsätze bei Gasterosteus marinus entsprechen den Theilen am Flossenträger des Karpfen, von welchem die Muskeln entspringen.

Bei den übrigen Stichlingsarten (Gasterosteus aculeatus, leiurus etc.) fehlen diese flachen vorderen Fortsätze. Statt dessen ruht das Gelenk des Stachels auf einem flachen Knochenbogen, der gürtelförmig den Bauch des Fisches umfasst.

Dieser Knochengürtel besteht aus Hautplatten, die mit dem

Flossenträger verwachsen sind. Bei einigen Stichlingsarten schließt sich an diese Hautplatten noch eine größere Anzahl von schuppigen Hautplatten.

Bei Gasterosteus aculeatus und cataphractus bedecken sie sogar fast den ganzen Körper. Nur einige Theile des Bauches bleiben frei.

Eine gute Übersicht dieser Verhältnisse giebt Blanchard (20).

Die hintere Hälfte der länglichen Stachelträger des Seestichlings ist an allen Stichlingsarten vorhanden.

Sie sind fest mit einander verwachsen und dienen wohl auch zum Theil dazu, den Fisch vor Verletzung durch seinen eigenen Stachel zu schützen. Auch bei Triacanthus hat er wohl zum Theil diesen Zweck.

Bei Monocentris fehlt er, da der Knochenpanzer wohl jedenfalls einen ausreichenden Schutz gewährt.

Die Postclaviculae konnte ich an Stichlingen nicht nachweisen. Die Träger der Bauchstachel sind nicht fest mit dem Schultergürtel verbunden, sondern an ihm beweglich.

Überhaupt ruhen die Bauchstacheln von Gasterosteus nicht auf so festen, unbeweglichen Stützen, wie bei Triacanthus und Monocentris.

Ihre Unterlage ist breit und beweglich, so dass ein Druck gegen die Stacheln auf einen größeren Theil des Körpers übertragen wird.

Die große Lebhaftigkeit des Stichlings, sein flinkes Schwimmen und schnelles Athmen verlangen freibewegliche Bauchdecken. Eine feste Verbindung des Schultergürtels mit dem Bauchflossenträger würde diese freiere Beweglichkeit ausschließen.

Schon oben wurde erwähnt, dass bei Balistes und Monacanthus nur ein Bauchstachel vorhanden ist, der aus der Vereinigung zweier hervorgegangen zu sein scheint, und dass dieser eine Bauchstachel bei einigen Arten fast vollständig zurückgebildet ist (vgl. Taf. VI Fig. I, II, III). Trotz dieser Rückbildung des Stachels ist doch der Stachelträger sehr kräftig entwickelt (Fig. 35 *S*). Bei genauerer Untersuchung findet man die Postclaviculae nicht mit den Trägern des Bauchstachels verbunden, sondern von ihm getrennt und sehr beweglich. Ja, es ist sogar ein vollständiges Gelenk ausgebildet, zwischen dem vorderen Ende des Trägers, und den unteren Enden der Claviculae. Das Ende des Trägers liegt zwischen beiden Claviculae, ist keilförmig, und ebene Gelenkflächen sind an den Berührungsstellen angeschliffen. Dieses Gelenk kann durch sehr kräftige Muskeln, gegen bedeutende Widerstände bewegt werden. Besonders stark entwickelt sind die Muskeln, welche vom Träger zum Rücken des Fisches hin verlaufen, und ihn zur Wirbelsäule hin drehen (Fig. 35 *M'*).

Weniger entwickelt fand ich an Monacanthus tomentosus und Balistes fuscus die Muskeln, welche den Träger von der Wirbelsäule entfernen. Diese kurzen Muskeln verlaufen vor dem Gelenk vom Träger zu den Clavicnlae (Fig. 35 *M*). Unwillkürlich entsteht die Frage: »Wozu diese so hochgradige, entwickelte Vorrichtung?« Ein Vergleich der Balistinen mit anderen Plectognathen scheint mir darauf hinzudeuten, dass diese Vorrichtung einen ähnlichen Zweck hat wie bei dem Kugelfische (Triodon). Bei diesem dient sie dazu, nach Günther, die Bauchhöhle zu erweitern, und so dem Fische es möglich zu machen, sich ballonartig aufzublähen, indem er seine dehnbare Speiseröhre mit Luft oder Wasser anfüllt. Es hat also hier der erwähnte Knochen eine ähnliche Aufgabe wie der Hebel an einem Blasebalge.

Nach den Abbildungen von Hollard u. A. schloss ich, dass einige Balistinen gleichfalls die Fähigkeit besitzen, ihre Speiseröhre mit Luft zu erfüllen, z. B. Monacanthus tomentosus, Alusteres trossulus. Ich führte ein dünnes Rohr in den Rachen eines Monacanthus tomentosus, verband das Rohr mit einem Gummigebläse und trieb vorsichtig Luft in die Speiseröhre. Sofort blähte sich der Bauch auf. Dasselbe gelang mit Balistes fuscus. An beiden Fischarten entdeckte ich nach Eröffnung der Bauchhöhle eine sehr dehnbare Speiseröhre, die bei leichten Einblasungen durch den Rachen sich bedeutend erweiterte. Andererseits bemerke ich, dass der Schlund eine sehr entwickelte Schlussfähigkeit besitzt, und wohl geeignet ist, bei geringer Muskelanstrengung in der Speiseröhre Luft zurückzuhalten. Die wohlentwickelten Lippen und Wangen befähigen den Fisch, Luft in der Mundhöhle anzusammeln, und unter bedeutendem Drucke in den Darmkanal zu treiben, besonders da seine Kiemenspalte sehr eng ist. Auch unter den Gymnodonten soll die Fähigkeit ihre Speiseröhre mit Luft zu erfüllen, nicht gleichmäßig entwickelt sein. Ich lese z. B. in Günther's Ichthyologie pag. 496: »Triodontina . . . . . Bauch zu einem sehr großen, zusammengedrückten hängenden Sacke ausdehnbar, dessen unterer Theil nur ein Hautlappen ist, in welchen die Luft nicht eindringt, da der Sack durch den sehr langen Beckenknochen ausgedehnt werden kann.«

Diese Fähigkeit sich aufzublähen wird gewöhnlich als ein Schutzmittel der Gymnodonten gedeutet. Gewiss wird sie wohl auch den Fisch vor vielen Angriffen sichern. Andererseits könnte sie wohl auch gleichzeitig dazu dienen, den Fisch zu befähigen, längere Zeit hindurch außerhalb des Wassers, oder in sehr geringer Wassermenge zu leben. Jedenfalls besitzen die Gymnodonten und die

Balistinen diese Fähigkeit, während der durch seinen Panzer beengte Kofferfisch bald außerhalb des Wassers abstirbt (Brehm, Klunzinger 8).

»Der Schlammpeitzker (Cobitis fossilis) kann gleichfalls lange Zeit ohne Wasser leben. Hierzu befähigt ihn die Möglichkeit, in anderer Weise, als die meisten übrigen Fische zu athmen. Unter gewissen Verhältnissen sind sie im Stande, anstatt der Kiemen, des Darmes als Athmungsorgan sich zu bedienen« (Brehms Thierleben, Bd. VIII pag. 300). Ähnliche Verhältnisse finden wir an den Nilwelsen und Mormyrusarten.

Bei diesen Fischen könnte die Athmung folgendermaßen zu Stande kommen: 1) Der Fisch füllt Speiseröhre und Magen mit athmosphärischer Luft. 2) Er lässt von dieser Luft immer nur ganz geringe Mengen in das Wasser strömen, welches seine Mundhöhle ausfüllt. 3) Diesem Mundhöhlenwasser entnehmen die Kiemen den Sauerstoff und führen ihn so dem Blute zu.

Es wären hiernach Speiseröhre und Magen nur Vorrathskammern für die Luft, nicht eigentliche Athmungsorgane, da die erwähnten Fische durch die Kiemen den Sauerstoff ins Blut befördern.

Wir hätten es also hier mit einem Vorgange zu thun, der an das Wiederkäuen erinnert.

Bei den Welsen, Mormyriden u. a. könnte die Schwimmblase als Vorrathskammer für die Luft dienen, da sie mit dem Magen im Zusammenhange steht.

Hiermit soll nicht behauptet werden, dass die Schwimmblase ausschließlich der Athmung dient.

Ich halte es sogar für sehr wahrscheinlich, dass sie sich den verschiedensten Lebensverhältnissen anpassen und sehr verschiedenen Zwecken entsprechen kann.

Erwägt man, dass die Schwimmblase nichts Anderes ist, als eine Ausstülpung des Darmkanales, so wird man zugeben müssen, dass der Bauchsack der Kugelfische ihr nahe verwandt ist, ja man könnte ihn sogar gleichsam als eine zweite Schwimmblase des Kugelfisches betrachten, die auf einer niederen Entwicklungsstufe stehen geblieben ist.

Entsprechend dieser niederen Entwicklungsstufe sind die Leistungen des Bauchsackes sehr vielseitig. Er dient dem Fische: 1) zum Schwimmen, 2) zum Schutz, 3) zur Athmung, 4) zur Lauterzeugung. Er ist daher so zu sagen ein Sammeltypus. Die vielseitigen Leistungen solcher Sammeltypen werden bei höherer Entwicklung

der Organe auf einseitige Leistungen eingeschränkt, da nur durch Einschränkungen und Vereinfachungen eine Vervollkommnung der einzelnen Leistungen möglich erscheint. Diese vollkommeneren einseitigen Leistungen finden wir meist auf mehrere Thierarten vertheilt.

Dem entsprechend können bei höherer Entwicklung der Schwimmblase die verschiedenen Fischarten nur zwei oder eine der Leistungen des Ausdehnungssackes der Kugelfische besitzen.

Hiernach würde sie bei einigen ausschließlich der Athmung und Lauterzeugung dienen, bei anderen nur zur Erleichterung des Schwimmens.

Ich glaube, dass die so eben entwickelten Gesichtspunkte als Ausgangspunkte für eine genauere Erforschung des Zweckes der Schwimmblase bei den verschiedenen Fischarten dienen sollten.

Eine strenge Berücksichtigung dieser Gesichtspunkte würde den Forscher davor bewahren, bei allen Fischarten immer nur einen und denselben Zweck der Schwimmblase zu suchen.

Bisher liest man nur zu oft: »Die Schwimmblase kann nur ein Lautorgan sein.« oder »sie ist ausschließlich Athmungsorgan« etc.

Jedenfalls werden die Gymnodonten und Balistinen oft in der Lage sein, von ihrer Fähigkeit, außerhalb des Wassers zu leben, Gebrauch zu machen. Sie leben in Klippentümpeln, schwimmen schlecht, und werden häufig, von der Ebbe überrascht, aufs Trockene gesetzt. Auch zum Festhalten in Felsspalten kann der Ausdehnungssack sehr dienlich sein. Man stelle sich vor, dass der sehr flachgebaute Balistes durch einen engen Eingang in einen sich erweiternden Spalt geschlüpft ist, und jetzt durch Aufnahme von Wasser oder Luft seinen Bauch dehnt. Es wird dann nicht möglich sein, aus seiner Spalte ihn herauszuziehen.

Der Triacanthus hat in seinen zwei Bauchstacheln und in seinen Rückenstacheln drei sehr geeignete Stützpunkte, um sich zwischen Steinen festzustellen, und so gegen Fluth und Wellen zu erhalten. Der Balistes hat nur einen Rückenstachel. Die zurückgebildeten Bauchstacheln muss ihm der bewegliche Träger derselben ersetzen, und die Ausdehnungsfähigkeit seines Bauches. Es erscheint mir als sehr wünschenswerth, durch Beobachtungen an lebenden Balistinen festzustellen, ob einige von ihnen die Fähigkeit besitzen, sich aufzublähen. Mir erscheint diese Fähigkeit sehr wahrscheinlich nach Betrachtung ihres ganzen Lebens.

Angaben konnte ich jedoch in der Litteratur hierüber nicht auffinden. Eine derartige Feststellung würde auch vielleicht den Zweck

der engen Kiemenspalten und der Verwachsungen an den oberen Schlundknochen bei den Plectognathen erklären. Noch eine andere Eigenthümlichkeit ist mir an dem Bauchsack einiger Balistinen aufgefallen.

Betrachtet man bei Balistes fuscus die Hautfalte hinter dem Bauchstachel, so glaubt man in derselben rückgebildete Flossenstrahlen zu bemerken. Erst bei einer genauen Untersuchung mit Skalpell und Lupe erkennt man, dass die Hautstacheln des Fisches an diesem Körpertheil stärker entwickelt sind, als an anderen und so Flossenstrahlen vortäuschen.

Erwägt man nun, dass bei einigen Kugelfischen die Hautstacheln durch Muskeln bewegt werden, so muss man die Möglichkeit zugeben, dass diese Muskeln an Hautstacheln, die auf knöchernen Unterlagen ruhen, Gelenke anschleifen können.

Es würden so aus Hautstacheln neue Gliedmaßen entstehen, unabhängig von den vorhandenen.

Diese Entstehung von Gliedmaßen, unabhängig von den vorhandenen, sehen wir an einigen Welsarten.

Schon pag. 288 wurde erwähnt, dass bei Pseudoecheneis und anderen Welsen Haftorgane aus Falten der Bauchhaut entstehen. Gelänge es nachzuweisen, dass Hautstacheln auf Knochentheilen eingelenkt werden können, so würde man vielleicht manche Stacheln, die man für Umbildungen von Flossenstrahlen hält, als selbständige Bildungen anerkennen.

Vergleichende Untersuchungen an folgenden Fischarten scheinen mir für die Feststellung derartiger Verhältnisse geeignet:

1) Serrasalmo, Elacate, Rhynchobdella, Anabas scandens, Tetrodon.

Die Feststellung solcher von einander unabhängiger Bildungen würde das Verständnis für die Entstehung von Organen erweitern.

Man würde durch sie aufs Neue erkennen, dass man bei einander fernstehenden Thierarten nicht einfach Knochen von Knochen, Auge von Auge und Zahn von Zahn herleiten darf.

Einige Fischarten, z. B. Thalassophryne, tragen so zu sagen Giftzähne auf dem Rücken und diese Giftzähne sind aus Flossenstrahlen entstanden (siehe Günther's Ichthyologie pag. 129).

Der Bauchstachel von Monocentris japonicus (25, 26)

ist durch eine Hemmvorrichtung feststellbar, die in so fern an die von Triacanthus erinnert, als sie gleichfalls durch eine Drehung des

Stachels um seine Längsachse gelöst werden kann. Jedoch hat der Bau des Stachelgelenkes keine Ähnlichkeit mit dem Gelenk am Bauchstachel des Triacanthus.

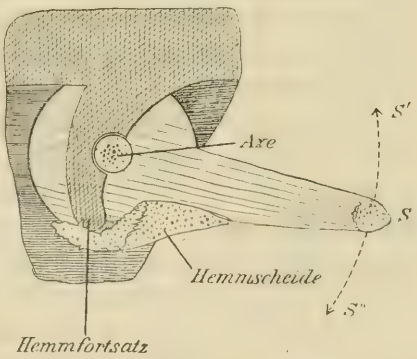
Es scheint mir, dass man am leichtesten eine Vorstellung von der Form des Gelenkkopfes gewinnt, wenn man sich einen Pilz mit stark umgekrempelten Rändern so auf den Tisch gelegt denkt, dass der Stiel desselben nach oben ragt.

Man trenne jetzt mit einem Messer den größten Theil des umgekrempelten Randes ab, so dass nur so viel von ihm nachbleibt, als einem Bogen von etwa 30° entspricht. Man erhält dann eine flache Scheibe, deren Rand nur an einer Stelle umgekrempelt ist. Aus der Mitte der Scheibe ragt der Pilzstiel empor (Fig. 38 *Axe*).

Er bildet die Achse des Gelenkes.

Die flache Scheibe denke man sich in eine lagerartige Vertiefung am Stachelträger eingefügt (Fig. 37 *Lager*). Die Achse ist durch ein festes Band mit dem Stachelträger befestigt und wird außerdem noch von einer Schuppe des Knochenpanzers fest umschlossen. In die Schuppe ist eine Vertiefung durch die Achse eingeschliffen. Die Achse wird daher von der Schuppe und einer vertieften Stelle im Stachelträger so umschlossen, wie die eiserne Welle einer Maschine von ihren messingenen Lagern.

Schema V.



Der Gelenkkopf des Stachels wird also durch knöcherne Umhüllungen in seiner Gelenkhöhle erhalten. Seine Bewegungen unterliegen mithin denselben Bedingungen, die wir oben an Gelenken mit knöchernen Umhüllungen kennen gelernt haben. — Textfigur 5 möge verdeutlichen, wie am Bauchstachel von Monocentris japonicus die Hemmung zu Stande kommt. —

In dieser Figur ist als »Hemmscheide« der umgekrempelte Rand der flachen Scheibe bezeichnet (der Rest des Pilzrandes, siehe oben). Ein Theil der Scheide ist in der Figur als eröffnet dargestellt dadurch, dass ein Stück der Scheide fortgebrochen wurde.

Von dieser Scheide wird ein flacher sichelförmiger Fortsatz umschlossen (Schema V *Hemmfortsatz*).

An diesem Fortsatze gleitet bei Bewegungen des Stachels die Scheide ungehindert hin und her, so lange der Stachel streng in der Drehebene des Gelenkes geführt wird. Weicht er von derselben ab, so entstehen Einklemmungen und der Stachel wird festgestellt.

Die Einklemmungen erfolgen unendlich viel leichter beim Niederlegen des Stachels als beim Erheben und zwar aus folgenden Gründen:

1) Achse und Scheide bilden für den Hemmfortsatz zwei Stützpunkte, die einander so nahe liegen, dass sie eine freie Bewegung nach S'' gestatten, dagegen die Bewegung nach S' bedeutend erschweren. Freilich liegen hier die Stützpunkte nicht so nahe, wie beim Hemmknochen von Synodontis (siehe oben pag. 311). Sie sind daher auch bei Monocentris für die Hemmung nicht ausreichend. Die Hemmung wird daher bei diesem Fische noch durch folgende Anordnung vervollständigt.

2) Der flache Hemmfortsatz liegt nicht in einer Ebene mit dem oberen Rande des Lagers. Er ist ein wenig nach unten geneigt, und seine obere Fläche ist etwas abgedacht. Beim Erheben des Stachels (Schema V → S'') rutscht die Hemmscheide an dieser Abdachung bergab, beim Niederlegen des Stachels (→ S') stemmt sie sich gegen die Abdachung, wenn der Stachel nicht genau in seiner Drehebene geführt wird. So entstehen Einklemmungen, die den Stachel feststellen.

Sie können nur gelöst werden, wenn man den Stachel so um seine Längsachse dreht, dass der obere Theil der Hemmscheide von der Abdachung des Hemmfortsatzes abgehoben wird. Verbindet man diese Drehbewegung gleich von vorn herein mit dem Niederlegen des Stachels, so kommt gar keine Hemmung zu Stande. Man kann den Stachel ganz unbehindert hin und herbewegen.

Der Muskel, welcher das Niederlegen des Stachels bewirkt, hat auch eine derartige Richtung, dass er zugleich drehend und beugend wirkt.

Die Ausführung dieser zusammengesetzten Bewegung erfordert offenbar keinen großen Kraftaufwand.

Der Muskel ist lang und sehr dünn, überhaupt bedeutend schwächer entwickelt, als die beiden Streckmuskel zusammen.

Dem Augenscheine nach beträgt die Masse der beiden Streckmuskeln ungefähr das Zehnfache des unpaarigen Beugemuskels.

Die Streckmuskeln entspringen von der Knochennaht, durch welche die beiden Träger der Bauchstacheln an einander gefügt sind.

Der eine Streckmuskel liegt oberhalb einer flachen Knochenplatte, der andere unterhalb derselben. —

Meine Darstellung schließt sich im Wesentlichen der Auffassung von Hilgendorf und Riehm an.

Hilgendorf berücksichtigt hauptsächlich die von mir im Punkt 1 zusammengefassten Verhältnisse (Nähe der Stützpunkte). Punkt 2 meiner Darstellung ist im Referat des Hilgendorf'schen Vortrages nicht berücksichtigt.

Ich stimme Hilgendorf vollständig darin bei, dass der Rand der Scheibe den dritten Theil eines Kreisumfanges bildet.

Messungen zweier Scheiben ergaben ganz regelmäßige Kreisbögen von etwa 120 bis 130°.

Ich kann daher Riehm nicht beistimmen, der eine ovale Form des Scheibenrandes angiebt und aus dieser ovalen Form zum Theil die Hemmung erklärt.

Vergleiche ich die Hemmvorrichtung von Monocentris mit der Hemmvorrichtung anderer Fische, so finde ich am meisten Ähnlichkeit mit dem Gelenk des Rückenstachels von Triacanthus und Chorinemus.

Der Hemmfortsatz (Schema V) erinnert sehr an den Hemmknochen von Triacanthus (Fig. 7) und Chorinemus (Fig. 10).

Die Scheibe des Gelenkkopfes gleicht vollständig einer der Scheiben am Gelenkende des Rückenstachels von Chorinemus.

Man braucht sich nur vorzustellen, dass von den beiden Gelenkknorren eines Flossenstrahles nur einer sich zu einer Scheibe entwickelte, während der andere sich zur Achse umbildete.

Diese Entstehungsweise könnte gewiss durch entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen entschieden werden, besonders da die übrigen Beryciden in ihren Bauchflossen nur weiche Strahlen zeigen.

Es würde vielleicht nicht allzu schwer sein, einige Jugendformen von Monocentris in Nagasaki aufzutreiben: In der Fauna japonica lese ich: »Ce poisson est commun au Japon, et on le prend en grand nombre, en hiver et au printemps, dans la baie de Nagasaki.«

Die Form des Stachelträgers und dessen Stützung wurde schon pag. 331 besprochen. Ich will hier nur noch hinzufügen, dass die breite Form der durch die Knochennaht mit einander verbundenen Theile der Stachelträger erforderlich ist, um den sehr stark entwickelten vorderen Muskeln des Stachels (Streckmuskeln) den genügenden Raum zu Ansätzen zu gewähren.

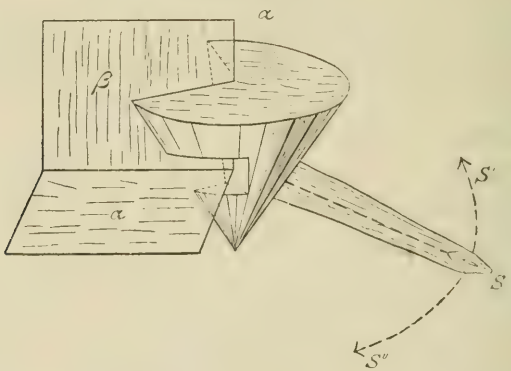
Es zeigen also diese breiten Platten besonders deutlich den Einfluss, welchen die Verlaufsrichtung der Muskeln und ihre Masse auf die Knochenbildungen in der Nähe eines Gelenkes hat.

zeigen Gelenkformen, die vollständig von den bisher beschriebenen abweichen.

Trotzdem kann auch an diesem Gelenke die Hemmung durch eine Drehung des Stachels um seine Längsachse gelöst werden, wie beim Bauchstachel von Triacanthus und Monocentris.

Der Gelenkkopf hat die Form eines Kegels, aus dem der vierte Theil geschnitten wurde (vgl. Schema VI mit Fig. 40). Mit diesem Ausschnitte ist der Kegel einer senkrechten Knochenwand so angefügt, dass die Achse des Kegels mit der Linie α der senkrechten Wand β zusammenfällt. Ein horizontaler Einschnitt unweit der Kegelspitze umfasst die horizontale Knochenwand α (vgl. Schema VI mit Fig. 39). Der Kegel ist von außen durch einen knöchernen Hohlkegel umschlossen, den Fig. 39 als durchbrochen darstellt.

Schema VI.



In Folge dieser knöchernen Umschließung kann man den Stachel nur dann unbehindert hin und her bewegen, wenn man ihn genau in der Drehebene des Gelenkes führt. Abweichungen von dieser Ebene haben Einklemmungen zur Folge; denn der Knochentheil über dem horizontalen Einschnitte (Fig. 39 und 40 *Hemmfortsatz*) stemmt sich alsdann gegen die horizontale Knochenwand und verhindert durch Einklemmungen jede weitere Bewegung. Diese Einklemmungen kommen beim Niederlegen des Stachels unendlich viel leichter zu Stande, als beim Erheben desselben, weil der Rand der horizontalen Knochenwand α, auf welcher der Hemmfortsatz beim Bewegen des Stachels hin und hergleitet, nach vorn hin ein wenig abgedacht ist. Es rutscht also der Hemmfortsatz beim Erheben des

Stachels (→ *S''* Schema VI) einfach bergab, während er beim Niederlegen (→ *S'*) desselben bergauf zu gleiten hat.

Ich erinnere hier wieder an die Thür, in deren Nähe der Fußboden zur Schwelle hin abschüssig ist (pag. 328). Eine derartige Thür kann nur geöffnet werden, wenn man sie in ihren Angeln erhebt. Das Schließen der Thür geht hingegen leichter von statten. Man braucht eben die Thür nur bergab zu schieben.

Ähnliche Verhältnisse finden wir am Stachel von Synodontis wieder.

Mit Leichtigkeit kann man einen aufgerichteten Stachel niederlegen, wenn man ihn ein wenig um seine Längsachse dreht und so den Hemmfortsatz von der horizontalen Knochenwand *α* abhebt, wie wir das an den Bauchstacheln von Triacanthus und Monocentros kennen gelernt haben.

Dieser Handgriff ist auf dem Fischmarkte in Kairo jedem Händler vollständig geläufig, wie schon oben pag. 327 erwähnt wurde. Die Muskeln, welche das Niederlegen des Stachels bewirken, haben daher auch eine derartige Verlaufsrichtung, dass sie beim Niederlegen des Stachels zugleich ihn ein wenig um seine Längsachse drehen.

Der Beugemuskel des Stachels

entspringt von der hinteren Fläche der senkrechten Knochenwand *β* und verläuft schräg nach oben zum Stachel hin (Gegenbaur, Scapula).

Die Drehung des Stachels um seine Längsachse wird außerdem noch durch einen zweiten Muskel bewirkt, der sich an die Spitze des Knochenkegels setzt (*Ksp* = Kegelspitze Fig. 40) und vom äußeren, vorderen Rande der horizontalen Knochenplatte (Clavicula) entspringt, also schräg von oben nach unten verläuft.

Der Streckmuskel des Stachels

entspringt von der horizontalen Knochenplatte *α* (Coracoid + Clavicula). Er besteht aus zwei Lagen, die sich mit einer gemeinschaftlichen Sehne an den Stachel setzen, dicht am Gelenkkopf. Die obere Muskellage entspringt von der oberen Fläche der horizontalen Knochenplatte, die untere Muskellage von der unteren Fläche.

Es sind also beide Lagen durch die horizontale Knochenplatte von einander geschieden.

Die Masse dieser beiden Muskellagen ist sehr bedeutend. Sie

ist ungefähr dreimal so groß, als die Masse des Beugemuskels. Außer den Stachelmuskeln findet man am Schultergürtel von Synodontis noch andere Muskeln, durch welche der Fisch die Flosse hinter dem Stachel bewegen kann, d. h. der Fisch kann den aufgerichteten Stachel durch die Hemmvorrichtung feststellen und mit der Flosse leichte fächelnde Ruderbewegungen ausführen.

Zu diesem Zwecke muss selbstverständlich der Ursprung der Flossenmuskeln von dem der Stachelmuskeln gesondert sein.

Man findet denn auch die Flossenmuskeln vollständig von den Stachelmuskeln getrennt.

Die Stachelmuskeln entspringen — wie oben erwähnt — von der horizontalen Platte α und der senkrechten Platte β (Schema VI und Fig. 39).

Die Beugemuskeln der Flosse

entspringen zum großen Theile von einem Knochenbogen, welcher den Beugemuskel des Stachels überbrückt. Gegenbaur bezeichnet diesen Knochenbogen als »Spangenstück« (Gegenbaur, Schultergürtel, Taf. VII, Fig. 1 *A* und *B*, *x*).

Dieses Spangenstück dient bei Synodontis und Siluris glanis ausschließlich als Muskelansatz. Beim Lachs, Karpfen u. a. hat es noch eine andere Bedeutung, die weiter unten besprochen werden soll.

Die Streckmuskeln der Flosse

entspringen gesondert von den Streckmuskeln des Stachels an der Knochennaht, welche die horizontalen Platten des Schultergürtels mit einander vereinigt (Fig. 39 α).

Im Vergleich zu anderen Fischarten, z. B. Lachs, Karpfen u. a. sind die Muskeln, welche die Flosse hinter dem Bruststachel von Synodontis bewegen, sehr schwach entwickelt. Beim

Lachs und Karpfen

findet man die Flossen der Brustflosse gleichfalls in Schichten gesondert, die über einander liegen. Die tieferen Schichten dienen zur Bewegung der Basalia, die oberen zur Bewegung der Strahlen.

Die Streckmuskeln der Strahlen entspringen von den umgebogenen Rändern der Clavicula und des Coracoids und geben so Raum für die tieferen Schichten, welche, vom Coracoid entspringend, sich an die äußersten Enden der Basalia setzen.

In Folge dieser Anordnung der Muskeln können Lachs und Karpfen die Unterlage der Flosse verschieben und so den Stützpunkt für die Brustflosse ändern. Die tieferen Schichten der Beugemuskeln entspringen von der Scapula und dem Procoracoid. Sie werden vom »Spangenstück« überbrückt.

Die oberen Schichten der Beugemuskeln entspringen vom »Spangenstück«. Das Spangenstück dient also auch beim Lachs und Karpfen als Muskelursprung. Jedoch ist dieses nicht ausschließlich die Bestimmung des »Spangenstückes« bei den Lachsen und Karpfen; es hat vielmehr zugleich die Aufgabe, die gelenktragende Scapula gegen die Clavicula zu stützen. Sie ist also eine Art »Strebe«. Spangenstück, Scapula und Clavicula sind unter einander zu einem Dreieck verbunden. Das Dreieck aber ist diejenige Form, welche bei der Herstellung von Stützvorrichtungen stets bevorzugt wird, wie wir oben gesehen haben (pag. 339).

Es könnte als auffallend erscheinen, dass bei Synodontis und Silurus glanis das »Spangenstück« so schlank und dünn ist, dass es jedenfalls *nicht* als Stütze dienen kann, wenn nicht an Stelle dieser Stütze eine andere vorhanden wäre.

Man findet an Silurus glanis eine feste Knochenbrücke vor dem ersten Strahle, welche den unteren Rand des Coracoid mit dem umgebogenen Rand der Clavicula verbindet.

Diese Brücke ist von einem Loche durchbrochen, das dem Loche im unteren Theile des Coracoids beim Lachse entspricht. Da die Brücke durch eine Knochennaht mit der Clavicula verbunden ist, so lässt sich hieraus schließen, dass sie wohl hauptsächlich von dem Coracoid herstammt. Bei Synodontis fehlt dieses Loch. Die Brücke ist überhaupt schmäler, dafür aber von einem festeren Gefüge, und auch das Fehlen der Knochennaht beweist wohl, dass die Brücke von Synodontis höher entwickelt ist als die von Silurus glanis. Wir sehen also, dass unsere Welse durch diese Brücke reichlich entschädigt sind für die Schwächung des Spangenstückes. Übrigens findet man an Welsarten, deren vorderster Strahl schwach entwickelt ist, eben so wenig eine Knochenbrücke und ein Spangenstück, als beim Hecht, Barsch u. a.; denn bei ihnen sind die Muskeln des vorderen Strahles nicht von den Muskeln der übrigen Strahlen gesondert und die schwach entwickelte Flosse bedarf auch nicht eines besonders festen Trägers.

Diese Verhältnisse finde ich auch bei Malapterurus electricus. An ihm ist weder Spangenstück noch vordere Brücke vorhanden und nur die

sehr breiten Coracoidea, welche durch eine Knochennaht mit einander verbunden sind, erinnern an den Schultergürtel eines Welses.

An dem pag. 321 erwähnten Arius mit anhängender Dotterblase von 4 cm Länge bemerkte ich das Spangenstück, während ich die vordere Brücke vermisste. Hieraus erkennt man, dass die Brücke von den Welsen später erworben wurde als das Spangenstück.

Bei Mormyrus oxyrhynchus (Nil) fehlt die vordere Brücke, während das Spangenstück vorhanden ist.

Gegenbaur hatte denselben Befund bei Mormyrus cyprinoides. An Stelle der Brücke bemerkt er nur an dem Coracoid unweit des Gelenkes einen kleinen, unteren Fortsatz, den ich auch an Mormyrus oxyrhynchus wiederfinde (Gegenbaur, Schultergürtel, Taf. VII Fig. 3 *A* und *B*).

Neben dem Fortsatze beschreibt er ein längliches Loch. Diesen Fortsatz bezeichnet Gegenbaur als Ausgangspunkt für die Entstehung der Knochenbrücke.

Übrigens hat die Knochenbrücke neben der Bestimmung, die gelenktragende Scapula zu stützen, noch einen anderen Zweck. Sie verhindert, dass der aufgerichtete Bauchstachel nach vorn überstreckt werden kann.

Diese Sicherung ist für den Fisch von der größten Bedeutung, wenn er sich gegen Steine im Flusse mit den Stacheln stützt, den Kopf gegen den Strom gerichtet.

Wir sehen also, dass die feste Stützung, welche die starken Stacheln der Welse erfordern, einen Bau der Stachelträger verlangen, der sehr wesentlich vom Bau anderer Schultergürtel abweicht.

Übrigens tritt dieses noch mehr an den übrigen Theilen des Schultergürtels der Welse hervor, und wir erkennen an ihnen dieselben Stützungsgesetze, welche schon bei der Betrachtung der Rückenflosse nachgewiesen wurden. Gegenbaur sagt vom Schultergürtel des Welses Pimelodus: »Die bedeutendste Eigenthümlichkeit besteht darin, dass die gelenktragende Platte eine senkrechte Stellung einnimmt und sich mit der anderen Seite durch eine Zackennaht verbindet.«

»So bilden sie das bei diesen Siluroiden bekannte »knöcherne Septum« zwischen Brust und Baucheingeweiden« (Gegenbaur, Schultergürtel pag. 119).

Diese »senkrechte Stellung« der gelenktragenden Platten und ihre Vereinigung durch eine Zackennaht gewähren eine ganz besonders feste Stützung.

Betrachten wir den ganzen Schultergürtel genauer, so finden wir,

dass er aus dreieckigen Knochenplatten besteht, die rechtwinklig zu einander gerichtet sind und rechtwinklig zur Medianebene des Fisches stehen.

Wir finden also auch am Schultergürtel von Synodontis die Platte, welche den Stachel trägt, senkrecht zur Längsachse des Fisches gestellt, wie wir das an den Rückenstachelträgern mehrerer Fischarten feststellten.

Bei Silurus glanis sind die Bruststachel nicht so stark entwickelt, wie bei Synodontis. Dem entsprechend sind auch die stacheltragenden Platten nicht senkrecht zur Längsachse des Fisches gerichtet.

Sie bilden nicht mit einander einen geraden Winkel, wie bei Synodontis, sondern einen Winkel von 45°.

Es hat also auf jeder Seite die gelenktragende Platte von Synodontis eine Drehung von etwa 68° erlitten, im Vergleich zu der gelenktragenden Platte von Silurus glanis.

Auch die horizontale Platte am Schultergürtel von Synodontis (Clavicula + Coracoid) ist an Silurus glanis entsprechend dieser Winkelstellung fast gar nicht entwickelt. Als auffallend könnte es erscheinen, dass sie bei Malapterurus electricus sehr breit entwickelt ist. Jedoch dient sie hier den stark ausgebildeten Bauchmuskeln als Ansatz.

Bei dem mehrfach erwähnten 4 cm langen Arius erreichen die gelenktragenden senkrechten Scapulae einander noch nicht und beweisen hierdurch, dass die Verbindung derselben durch eine Knochennaht erst eine später erworbene Eigenthümlichkeit der Welse ist.

Über die Entstehung des Bruststachels der Welse aus Flossenstrahlen giebt eine Vergleichung desselben mit den Brustflossen anderer Fischarten Aufschluss.

Schon Gegenbaur wies auf die Ähnlichkeiten hin, welche zwischen der Brustflosse der Lachse und Welse bestehen.

Der vorderste Strahl der Brustflosse des Lachses lässt sich mit Bequemlichkeit in zwei seitliche Hälften spalten, von denen jeder an seinem unteren Ende einen Gelenkknorren trägt (Taf. VIII Fig. 43).

Der obere Gelenkknorren wird durch eine Furche in zwei höckerartige Abschnitte zerlegt. Der obere Höcker (*K*) entspricht der Basis des Kegels bei Silurus glanis und Synodontis, der untere Abschnitt (*H*) entspricht dem Hemmfortsatz bei Synodontis, der bei Silurus glanis noch sehr wenig entwickelt ist (Fig. 42 *K*, *H*).

Die Achse des Kegels von Synodontis (Fig. 40) fehlt bei Silurus und ist auch noch beim 4 cm langen Arius wenig entwickelt.

Das Gelenk des ersten Strahles ist bei den Welsen — wie schon Gegenbaur hervorhebt — »meist sattelförmig«.

Bei Synodontis finden wir das zweiachsige sattelförmige Gelenk in ein einachsiges Kegelgelenk umgewandelt, um den Fisch zu befähigen, durch Reibungswiderstände seine Stacheln ohne Muskelthätigkeit festzustellen, wie wir dieses oben bei den verschiedensten Fischarten kennen gelernt haben.

Ob nun der Bruststachel von Silurus glanis den Übergang eines Strahles in einen Stachel bildet oder umgekehrt, durch Rückbildung, seine jetzige Gestalt erhalten hat, wage ich nicht zu entscheiden.

An den Brustflossen der Welse findet man die verschiedenartigsten Bildungen. Die Brustflosse von Malapterurus electricus zeigt entschieden Rückbildungen.

Der Kiemendeckel von *Dactylopterus volitans* (14, 21)

zeigt ähnliche Stachelbildungen und Gelenkvorrichtungen, wie wir sie an den Flossen der Fische kennen lernten.

Daher erkennt man aus einer Betrachtung dieser Stachelbildungen besonders deutlich, wie sich die Gelenke von Körpertheilen ändern, an denen Stacheln entstehen.

Dieselben Verwachsungen und Verknöcherungen, welche die Flossenträger zu den festen Stützen der Stacheln umschufen, finden wir auch an dem stacheltragenden Kiemendeckel von Dactylopterus wieder.

Das Operculum, Suboperculum, Interoperculum, Praeoperculum und Hyomandibulare sind zu einer dreieckigen Knochenplatte verschmolzen. Die eine Spitze dieses Dreieckes ist zu einem Stachel verlängert (Fig. 41).

Diesem Knochendreieck liegt ein zweites Dreieck auf, das gleichfalls aus der Vereinigung mehrerer Knochenplatten entstanden ist. Die dünnen knöchernen Auflagen, welche den unteren Rand der Augenhöhle bilden, sind zu diesem Dreieck verknöchert und beweglich gemacht. Hebt und senkt man den Stachel, so bemerkt man, wie die untere Hälfte des Augenhöhlenringes sich mit hebt und senkt.

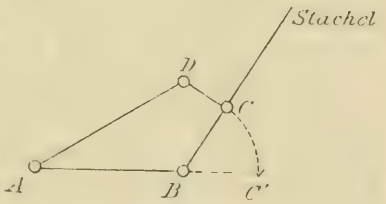
Hierbei drehen sich beide Dreiecke um Längsachsen, die schräg zur Längsachse des Fisches von der Mundspalte zum Hinterhaupt hin verlaufen.

In Folge dieser schrägen Achsenstellung der Dreiecke kann der Druck des Wassers beim Schwimmen des Fisches nur zum Theil zur Geltung gelangen.

Ähnliche Verhältnisse wurden schon oben an den Rückenstacheln von Monocentris japonicus u. a. nachgewiesen (s. pag. 290).

Sehr bemerkenswerth ist auch das bewegliche Schaltstück zwischen den beiden Dreiecken (Fig. 41). Ein Schnitt durch das Schaltstück und die beiden Dreiecke zeigt vier mit einander verbundene Hebel. In Schema VII sei $A\,B$ der Kopf des Fisches, $B\,C$ der Schnitt durch das Dreieck, welches den Stachel trägt, $D\,C$ der Schnitt durch das bewegliche Schaltstück, $A\,D$ der Schnitt durch das Augenwinkeldreieck. Dieses Stück $D\,C$ ist durchaus erforderlich. Wäre es nicht vorhanden und wäre D unmittelbar mit C verbunden, so wäre der Stachel unbeweglich. Es ist sogar die Länge von $D\,C$ mathematisch vorgeschrieben. Nur wenn $A\,D + D\,C = A\,B + B\,C$ ist, kann man den Punkt C so weit bewegen, dass er nach C' gelangt und $A\,B\,C'$ eine gerade Linie bildet. Wesentlich wird das Verständnis dieser Verhältnisse erleichtert, wenn man sich aus Papier eine dreiseitige Pyramide biegt und Umklappungen mit den dreieckigen Flächen derselben vornimmt. Näheres hierüber findet man in Reuleaux, Theoretische Kinematik.

Schema VII.



Das Gelenk

zwischen dem Schädel und stacheltragenden Dreieck hat einen Bau, der sehr wesentlich vom Bau der sonstigen Kiemendeckelgelenke abweicht. Da es in unmittelbarer Verbindung mit dem Squamosum steht, so gehört es wohl dem Hyomandibulare an. Noch bei Cottus scorpius ist das Gelenk des Hyomandibulare sehr wenig ausgebildet.

Es gleicht mehr den Gelenkverbindungen der Knorpelfische, als jenen wohlausgebildeten Gelenkformen, die wir an den Knochenfischen kennen gelernt haben.

Bei Dactylopterus finden wir diese unvollkommene Bildung zu einem Gelenke umgewandelt, das durchaus mit der Hemmvorrichtung von Synodontis u. a. auf einer Stufe steht.

Hieraus erkennen wir, wie sehr die Entstehung eines Stachels am Kiemendeckel das ganze Gelenk umgebildet hat.

Die Achse (Fig. 41) erinnert an die Achse von Synodontis (Fig. 39 und 40). Die Scheibe *K* erinnert an die ausgehöhlte Basis des Knochenkegels von Synodontis, und endlich der Hemmfortsatz (Fig. 41) entspricht dem Hemmfortsatz bei Synodontis (Fig. 39) und Triacanthus (Fig. 33) zur Erzeugung von Reibungswiderständen.

Diese Reibungswiderstände sind beim Niederlegen des Stachels so bedeutend, dass sie von deutlich hörbaren Reibungsgeräuschen begleitet werden. Man kann durch Bewegen des Stachels mit den Fingern willkürlich die Reibungsgeräusche erzeugen. Sie erinnern an das Zirpen der Heuschrecken.

Daher wird auch der Hemmfortsatz (Fig. 41), welcher diese Geräusche vermittelt, von Sörensen Processus vocalis genannt.

Trotz dieser sehr deutlichen Reibungsgeräusche ist doch die hemmende Wirkung dieses Fortsatzes nicht sehr bedeutend.

Man kann daher nicht sagen, dass die Beschaffenheit des Gelenkes und die Schrägstellung der Achse desselben den Fisch befähigen seine Stachel ohne Muskelthätigkeit aufrecht zu erhalten. Wohl aber erleichtern sie den Muskeln in hohem Grade das Aufrechterhalten.

Die Hebemuskeln des Stachels entspringen vom Parasphenoid und Orbitosphenoid und setzen sich an die ganze vordere, äußere Fläche des Kiemendeckels.

Die Muskeln, welche die Kiemendeckel niederlegen, entspringen von denselben Knochentheilen und setzen sich an den unteren Theil der Innenfläche des Kiemendeckels.

Sie sind bedeutend schwächer entwickelt als die Aufrichtemuskeln des Stachels.

Am Orbitaldeckel konnte ich keine Muskeln nachweisen.

Wir finden also am Kiemendeckel von Dactyloptera in Folge der Stachelbildungen dieselben Verknöcherungen, dieselben Stützungs- und Bewegungsgesetze wieder, welche wir bei der Umbildung von Flossen in Stacheln oben kennen lernten.

Die Ergebnisse

meiner Untersuchungen an den Flossen und Stacheln der Fische lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1) Die Stacheln der Fische sind:

a. Gehwerkzeuge;
b. Stützvorrichtungen;
c. Waffen;
d. Lautorgane.

2) Bei der Umbildung von Flossen in Stacheln traten an den Gelenken und Trägern derselben Änderungen ein, die a. eine festere Stützung bewirken, b. das Aufrechterhalten der Stacheln erleichterten.
   a. Die festere Stützung wird durch Verwachsungen, Verknöcherungen und Richtungsänderung der Stützen bewirkt. Sie besteht also in einer Änderung des Stoffes und der Stützverhältnisse, die nach statischen Gesetzen erfolgen.
   b. Die Erleichterung des Aufrechterhaltens der Stacheln wird durch Umbildungen der Gelenkflächen und Anbildungen von Knochenfortsätzen geschaffen, die den Gesetzen der Mechanik entsprechen.
3) Die Umbildung der paarigen Flossen in Stachel zeigen einige Welse, die Stichlinge, Monocentris japonicus, Triacanthus.
4) Die Rückbildung von Stacheln zeigen: einige Welse, die Balistinen. (Die Umbildungen der unpaarigen Gliedmaßen siehe pag. 325.)
5) An den Plectognathen findet man
   a. Umbildungen von Flossen zu Stacheln (Acantopleurus, Tricanthus, Balistes), pag. 296.
   b. von Stachelträgern zu Vorrichtungen, die der Athmung dienen (Balistes, Monacanthus, Triodon), pag. 333.
6) Die erweiterte Speiseröhre der Gymnodonten kann, vergleichend anatomisch, als eine unentwickelte Schwimmblase betrachtet werden. Sie ermöglicht die Aufnahme von Sauerstoff durch die Kiemen (pag. 334).
7) Die Verwachsung der oberen Schlundknochen und Kiemenspalten bei den Plectognathen, Welsen, Cobitis erleichtern das Aufnehmen von Luft in den Darmkanal.
8) Alle diese Umbildungen finden ihre Erklärung bei Betrachtung der Lebensbedingungen der Fische und bei Berücksichtigung der statischen und mechanischen Verhältnisse ihrer Gliedmaßen.
9) Der Begriff der Abstammung und Vererbung wurde in dieser Arbeit absichtlich weniger in den Vordergrund gestellt, als es im Allgemeinen zu geschehen pflegt. Es wurde sogar an einigen Stellen darauf hingewiesen, dass nahe Verwandte große

Verschiedenheiten der Formen und Leistungen ihrer Gliedmaßen zeigen können. Man vergleiche z. B. nur die verschiedenen Welsarten mit einander.

Es sollte ja gerade in der vorliegenden Arbeit gezeigt werden, wie sehr die Form der Gliedmaßen von ihrem Gebrauch abhängt, wie sehr ererbte Eigenschaften unter wechselnden Lebensbedingungen sich ändern können.

Gerade an den Gliedmaßen tritt es besonders deutlich hervor, dass ererbte Formen und Eigenschaften nur bei ausreichendem Gebrauche, ausreichender Übung zur Entwicklung gelangen und dass sogar entwickelte ererbte Fähigkeiten verloren gehen, wenn ihr Gebrauch aufhört. Z. B. die Gliedmaßen von Eidechsen[1], die ihre Beine wenig benutzen und sich durch Schlangenwindungen vorwärts bewegen, finden wir verkleinert, ja oft sogar ganz geschwunden.

Wir erkennen so, dass alle Thiere ihre ererbten Formen und Leistungen nur dann ausbilden und erhalten, wenn sie dieselben durch ununterbrochenen Gebrauch immer wieder erwerben.

Die Herstellung der Präparate

bereitete oft die größten Schwierigkeiten; es galt häufig unter der Lupe Knochenbögen, Muskeln und Sehnen herzustellen, welche durch enge Knochenkanäle verliefen.

Serienschnitte waren für die Erforschung von Mechanismen wenig geeignet; denn nur durch Bewegung der Gelenktheile gegen einander konnte ich ihre mechanischen Zwecke erkennen. —

Daher ersann ich eine Art der Darstellung, welche dem Schleifen der Mineralogen nachgebildet ist. Die Knochentheile wurden zwischen die Spitzen einer Reißfeder geklemmt und die Reißfeder wurde an dem Arme eines Stativs befestigt.

Mit feinen Uhrmacherfeilen wurden unter der Lupe die zu entfernenden Knochentheile abgefeilt.

Es gelang so oft den Verlauf der feinsten Sehnen und Nerven durch Knochen zu verfolgen. —

Selbstverständlich müssen die Knochen beim Feilen so fest wie in einem Schraubstock stehen.

Daher darf man die Reißfeder nicht an einem Arme anbringen, der durch ein Kugelgelenk beweglich ist.

[1] Max Fürbringer. Die Knochen und Muskeln an den Extremitäten der schlangenähnlichen Saurier.

Schon seit vielen Jahren benutze ich auch für meine Lupen nicht mehr Arme mit Kugelgelenken, sondern stabförmige Metallarme, auf welche Blechhüllen mit Klemmschrauben geschoben sind. — Beim Präpariren unter der Lupe wurden häufig einzelne Theile des Präparates mit einer in Karmin getauchten Nadel gefärbt.

Meinen herzlichsten Dank sage ich Allen, die mich bei der vorliegenden Arbeit unterstützten. Ohne ihre Hilfe wäre mir die Vollendung derselben unmöglich gewesen.

Das große zu den Untersuchungen erforderliche Material verdanke ich den Herren Prof. Möbius, Berlin, Strauch, St. Petersburg, Klunzinger, Stuttgart, Chr. Lütken, Kopenhagen, Fischereidirektor Josephi Susta, Wittingau. Einen großen Theil meiner hier verwertheten zoologischen Kenntnisse verdanke ich Herrn Prof. Hilgendorf, Berlin, Herzenstein, St. Petersburg. Für die Erweiterung meiner mathematischen und mechanischen Kenntnisse sage ich meinem Freunde Herrn Prof. der Mechanik Martin Grübler den herzlichsten Dank.

Litteraturverzeichnis.

1) Carl Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Leipzig. Wilhelm Engelmann. 1865.

2) Otto Thilo, Die Sperrgelenke an den Stacheln einiger Welse, des Stichlings und Einhorns. Inaugural-Dissertation. Dorpat. Schnakenburg. 1879.

Diese Schrift bildet den Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit. Einige Abschnitte wurden ihr entnommen und erweitert.

3) Brehm's Thierleben. Bd. VIII. pag. 123.

4) Brehm's Thierleben. Bd. VIII. pag. 204. Günther's Ichthyologie. pag. 410. »Diese Reisen sind mitunter so lange, dass die Fische ganze Nächte auf dem Wege zubringen.«

5) Brehm's Thierleben. Bd. VIII. pag. 123.

6) Carl Möbius, Die Bewegungen der fliegenden Fische durch die Luft. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XXX. Suppl. 1878. Dr. Fr. Ahlborn, Der Flug der Fische. Hamburg 1895. Lütcke und Wulff. »Nach den Beobachtungen von Seitz reicht sie (die Länge der Fluglinie) bei großen Flugfischen bis 450 m, andere Autoren geben als größte Flugweite ca. 120 m an.«

7) Günther's Ichthyologie. pag. 408. Francis Day, The fishes of India. Vol. II. London 1878. Bernhard Quaritch.

8) C. B. Klunzinger, Synopsis der Fische des Rothen Meeres. pag. 629.

9) Günther's Ichthyologie. pag. 129.

10) Ebers, Ägypten in Bild und Wort. Bd. I. pag. 156. Joh. Jac. Heckel's Abbildungen der Fische Syriens. Stuttgart. Schweizerbart. 1843.

11) Oskar Peschel, Geschichte des Zeitalters der Entwicklung. pag. 139.

12) Brehm's Thierleben. Bd. VIII. pag. 84. Darwin, Abstammung des Menschen. Bd. II. pag. 2—16. Günther's Ichthyologie. pag. 410.

13) M. H. Hollard, Monogr. d. Balist. Annales d. scienc. nat. Paris 1854. IV. Série Zoologie. Tome I. pag. 40.

14) William Sørensen, Om Lydorganes hos Fiske Kjobenhavn. V. Thaning und Appel's Boghandel. 1884.

Sørensen bezeichnet die Auffassung und Beschreibung in meiner Dissertation als unrichtig. Er meint, das Gelenk des ersten Strahles der Rückenflosse von Synodontis sei kein Kegelgelenk und der Gelenkkörper, welchem der Strahl 1 aufliege, könne kein Doppelkegel sein, denn »im Fußgelenk des Pferdes giebt es sogar **zwei** solche (Doppelkegel) am Astragalus, doch hat gewiss Niemand gedacht, dass die Beweglichkeit durch diese sollte aufgehoben werden können«.

Welche Gelenkform er annimmt, giebt er nicht an, sondern spricht an dieser und anderen Stellen nur von »glatt polirten, nackten Flächen«, wenn von Gelenken die Rede ist. Angaben der Gelenkformen und Gelenkachsen fehlen.

Auf meine Messungen und Bestimmungen der Gelenke, die ich zusammen mit Herrn Prof. der Mineralogie Lagorio vornahm, geht er nicht ein.

An einer anderen Stelle meint er, an dem Stachel von Monacanthus hätte ich das eigentliche Gelenk gar nicht gesehen.

Es heißt dort: »Wenn dieser Verfasser (Thilo) eine etwas abweichende Meinung über die Wirksamkeit der Muskeln hat, so stammt das vielleicht daher, dass er nicht die Bedeutung der fixirten Flächen verstanden hat.

So nimmt er an, dass die nackten Flächen am rudimentären Strahl und an dem Stachelträger ein Gelenk bilden. Das wirkliche Gelenk hat er dahingegen nicht gesehen.«

Auch meinen kurzen Hinweis auf den Bruststachel der Welse greift er an. Obgleich ich selbst diesen Hinweis nur als eine vorläufige Mittheilung bezeichne, erklärt er ihn doch für »um so weniger genügend, als ich auf Gegenbaur hinweise, der überhaupt eine geringere Kenntnis zur Sache ausweist, als das, was schon früher durch Cuvier et Valenciennes in der Litteratur vorlag« (pag. 16).

15) A. Günther, Mus. Godeffroy, Fische der Südsee. Heft IX. 1875. Hamburg.

16) M. Chr. Fr. Lütken, Spolia atlantica. Vidensk. Selsk. Skr. 5te Raekke naturvidenskabelig og mathematisk Afd. XII. 6. Kjobenhavn. Bianco Lunos Kgl. Hof-Bogtrykkeri. 1880. Auch als Sonderabdruck im Buchhandel.

17) Bronn, Let. geog. Taf. XXXIII^2 Fig. 8. pag. 374. Acanthoderma spinos. Ag. Protobastist. Zigno. Zittel's Paläontologie.

18) —— Let. geog. Taf. XXXIII^2. Theil 5. pag. 374. Ag. Poiss. II, II. 253 t. 75 f. 1.

19) D. Takahaski und Y. Inoko, Beiträge zur Kenntnis des Fugugiftes. Mittheilungen aus der med. Fakultät der kais. japanischen Universität. Bd. I. No. 5. Tokio 1892.

20) Emil Blanchard, Les poissons des eaux douces de la France. Paris, Baillière et fils 1866. Giebt sehr ausführliche Einzelheiten über Beschuppung, Species, Lebensweise der Stichlinge. pag. 174—246, La famille des Gasteroides.

21) Johannes Müller, Über Fische, welche Töne von sich geben. Müller's Archiv. 1857. pag. 249—279. pag. 270 Angaben über Hemmung des Bruststachels von Synodontis und über die Kiemenstachel von Dactylopterus volitans.

22) A. P. Fedtschenko, Reise nach Turkestan. Bd. II. Theil VI. Fische. Moskau und St. Petersburg 1874 (russisch).

23) W. Dönitz, Über die Gelenke der Rücken- und Afterflosse des Teuthies C. V. Archiv für Anatomie und Physiologie und wiss. Medicin von Reichert und Du Bois-Reymond. 1876. pag. 210. Auch Dönitz giebt die radiäre Furchung der Gelenkflächen an und die Rückbildung des ersten Strahles.

24) Günther's Ichthyologie. pag. 497.

25) Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforsch. Freunde zu Berlin 18. Febr. 1879. pag. 22. Herr Hilgendorf schildert die Vorrichtungen zur Fixirung der Stacheln von Monocentris japonicus Houttuyn.

26) G. Riehm, Vorrichtungen zur Fixirung der Bauchstacheln von Monocentris japonicus. Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. LVI. 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI—IX.

Zur Herstellung der Zeichnungen wurden theils Photographien, theils Prismen, theils Parallelprojektionen auf Glasplatten benutzt. Bei der Erklärung jeder Figur ist die Art ihrer Herstellung angegeben.

Tafel VI.

Fig. I, II, III, IV nach Hollard. Monographie des Ballistides. Annales des scienc. rat. IV. Ser. Tome I.

I. Triacanthus brevirostris. II. Balistes assassi. III. Monacanthus peroni. IV. Aluteres nasicornis. (Monacanthus nasicornis Günther.)

Fig. V. Chorinemus saliens? Lütken's Spolia atlantica. »Probablement le Ch. saliens, correspondant à ‚Lichia calcar'« Bloch.

Fig. VI a und b. Acanthurus coeruleus, nach Lütken Spolia atlantica.

VI a. La forme la plus jeune, que l'on connaisse. VI b. Jeune Ac. coeruleus qui vient de passer par la phase de l'Acronurus des Antilles.

Fig. VII. Calamostoma canossae Heckel. Eocän Monte Bolca. Natürl. Größe. Steindachner. Sitzungsber. der Wiener Akademie. 1863. Bd. LXVII. pag. 133.

Fig. VIII. Amphacanthus fuscescens. Fauna japon. Siebold, Schlegel.
Fig. IX. Rhamphosus aculeatus Ag. Monte Bolca. Lethaea geognost. v. Bronn. Bd. III. Taf. VII.
Fig. X. Centriscus gracilis Lowe. Lütken's Spolia atlantica.
Fig. XI. Amphisile Heinrichi Heckel. Oberes Eocän Krakowiza, Karpathen. Natürl. Gr. Zittel, Handbuch der Paläontologie. Bd. III. Abth. I. pag. 314.

Tafel VII.

Gemeinschaftliche Bezeichnungen für alle Figuren.

M Aufrichtemuskel des ersten Strahles, *m* Aufrichtemuskel d. zweiten Strahles,
M' Beugemuskel des ersten Strahles, *m'* Beugemuskel des zweiten Strahles.

Fig. 1. Monacanthus (sp.?). Vergr. 2. Rückenstachel (Parallelprojektion auf eine Glastafel mit Hilfe einer Lupe).
Fig. 2. Idealer Schnitt desselben Präparates.
Fig. 3. Rückenstachel und Träger desselben von Zeus faber. Natürl. Größe. Die Stacheln sind gekürzt (Parallelprojektion).
Fig. 4. Monocentris japonicus. Rückenstachel. Schwach vergrößert (Parallelprojektion).
Fig. 5, 6, 7. Triacanthus brevirostris. Rückenstachel. Vergr. 2 (Parallelprojektion). Fig. 7 Vergr. 5. Ein Gelenkknorren wurde abgefeilt, um die inneren Theile des Gelenkes sichtbar zu machen.
Fig. 8 und 9. Centriscus scolopax. Rückenstachel. Fig. 8 Vergr. 10. Durch Abfeilen eines Gelenkknorrens das Gelenk eröffnet (Prismazeichnung). Fig. 9 Vergr. 1,5.
Fig. 10. Chorinemus saliens. Rückenstachel. Vergr. 4. Der eine Gelenkknorren und die ihn umgebenden Knochenmassen abgefeilt (Parallelprojektion).
Fig. 11. Chorinemus saliens. *S* erster unbeweglicher Stachel. Vergr. 2 (Parallelprojektion).
Fig. 12. Rückenstachel von Centriscus scolopax. Vergr. 2.
Fig. 13. Rückenstachel von Chorinemus saliens. Entwicklung des Spaltes an dem Gelenkende aus einem Bogenloche.
Fig. 14. Gelenkhöhle des vierten Rückenstachels von Chorinemus saliens. Vergr. 2.
Fig. 15. Chorinemus saliens. Afterstachel. Vergr. 2.
Fig. 16. Chorinemus saliens. Gelenk des Afterstachels. Vergr. 3. Die umhüllenden Knochenmassen abgefeilt.

Tafel VIII.

Fig. 17. Gasterosteus cataphractus (drei Rückenstacheln. Kamtschatka. Sammlung der Petersburger Akad. der Wissensch.). Vergr. 4. Rückenstachel.
Fig. 18. Gasterosteus cataphr. Vergr. 2. Rückenstachel. Die das Gelenk umhüllenden Knochenmassen und ein Gelenkknorren abgefeilt.
Fig. 19. Gasterosteus. Halbschematischer Horizontalschnitt durch das Gelenk des Rückenstachels.
Fig. 20. Synodontis. Rückenflosse. Gelenk des Strahles 1 (Hemmknochen) und Strahles 2. Die Bandmassen zwischen Strahl 1 und 2 sind durchtrennt. Der Gelenkknorren des Strahles 2 abgesägt. Schwach vergrößert nach einer Photographie.

Fig. 21. Synodontis. Rückenflosse. Dasselbe Präparat. Schwach vergrößert nach einer Photographie.
Fig. 22. Synodontis. Halbschematischer Schnitt durch das Gelenk des Strahles 1.
Fig. 23. Synodontis. Rückenflosse. Gelenkhöhle des Strahles 1 und 2.
Fig. 24. Arius (sp.?), 4 cm lang, mit anhängender Dotterblase (Sammlung der St. Petersburger Akademie der Wissenschaften). Vergr. 4 (Parallelprojektion).
Fig. 25. Abramis brama. Rückenflossenstrahlen. *a* Strahl 1 von vorn, *a'* von der Seite, *b* Strahl 3. Vergr. 2 (Parallelprojektion).
Fig. 26. Synodontis. Zweiter Rückenflossenstrahl. Natürl. Größe (Parallelprojektion). *L* Loch für den Knochenbogen.
Fig. 27. Arius (sp.?). Dasselbe Präparat wie in Fig. 24 nach Entfernung des Strahles 1 und 2. Vergr. 6.
Fig. 28. Arius (sp.?). Hemmknochen des Präparates von Fig. 24 und 27. *a* von vorn gesehen, *a'* von der Seite gesehen.
Fig. 29. Acanthurus hepatus. Rückenstachel. Natürl. Größe Parallelprojektion. Band zwischen Strahl 1 und 2 durchtrennt.
Fig. 30. Abramis brama. Rückenflossenträger der drei vordersten Strahlen.
Fig. 31. Acanthurus hepatus. Hemmknochen von vorn gesehen. Schwach vergrößert.
Fig. 32. Acanthurus hepatus Cuv.-Val. Rückenstachel. Hemmknochen entfernt. Ein Gelenkknorren des Stachels abgefeilt.

Tafel IX.

Fig. 33. Triacanthus brevirostris. Bauchstachel von der Seite gesehen. *L* Muskelleiste. →*M* Streckmuskel. *M'* Beugemuskel (Parallelprojektion). Vergr. 2.
Fig. 34. Triacanthus brevirostris. Bauchstachel von unten gesehen. Ein Bauchstachel entfernt.
Fig. 35. Monacanthus tomentosus. Beweglicher Träger des rückgebildeten Bauchstachels (Becken). Schwach vergrößert (Parallelprojektion).
Fig. 36. Cyprinus carpio. Bauchflossenträger (Becken). Natürl. Größe.
Fig. 37. Monocentris japonicus. Bauchstachelträger (Becken). Schwach vergrößert (Parallelprojektion).
Fig. 38. Monocentris japonicus. Bauchstachel.
Fig. 39. Synodontis. Brustflosse. Schwach vergr. (Parallelprojektion). *K* Kegel.
Fig. 40. Synodontis. Bruststachel. Vergr. 2. Nach einer Photographie. *Ksp* Kegelspitze.
Fig. 41. Dactylopterus volitans. Kiemendeckelstachel. Schwach vergrößert (Parallelprojektion).
Die vordere Platte (Infraorbitalia) ist ein wenig nach vorn verschoben, damit das Gelenk am Schädel sichtbar werde.
Fig. 42. Silurus glanis. Bruststachel. Schwach vergrößert Parallelprojektion. *Ksp* Kegelspitze.
Fig. 43. Salmo salar. Erster Brustflossenstrahl. Schwach vergrößert (Parallelprojektion). *Ksp* Kegelspitze.

Besprechung.

MAURER, FR. Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. 352 Druckseiten mit 9 Tafeln und 28 Textfiguren. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann. 4°. 1895. *M* 24.—.

In dieser umfangreichen Abhandlung wird eine auf breitester Basis durchgeführte vergleichend-anatomische Bearbeitung des Integumentes der Wirbelthiere geboten. Neben dem Integument als solchem werden die mannigfachen Organe, die dasselbe hervorgehen lässt, eingehend auf ihren Bau, ihre Anordnung und ihre Entwicklung geprüft und unter gewissenhaft durchgeführter Kritik die Homologien derselben in der Vertebratenreihe zu begründen gesucht.

In der Einleitung wird nach einem Überblick über die einschlägige Litteratur in knappem Umriss ein Bild von dem bisherigen Stande unserer Erkenntnis entworfen und endlich die gestellte Aufgabe formulirt. Die Hauptfrage ist die nach der Homologie der Integumentalorgane. Die Organe, die das Integument hervorgehen lässt, sondert Verf. in 2 Gruppen, die als Epidermoidal- und als eigentliche Integumentalorgane bezeichnet werden. Erstere sind dadurch charakterisirt, dass sie phylogenetisch wie ontogenetisch von der Epidermis aus entstehen. Hierher gehören die Hautsinnesorgane der niederen Wirbelthiere, die Hautdrüsen, Perlorgane der Knochenfische, Schenkelporen der Eidechsen, Haare der Säugethiere. Die Epidermoidalorgane bleiben in unkomplicirten Fällen auf die Epidermis beschränkt; mit ihrer höheren Ausgestaltung können aber auch Theile des Coriums sekundär zu ihrem Aufbau herangezogen werden. Von ihnen sind scharf zu trennen die Integumentalorgane im engeren Sinne. Die Differenzirung derselben geht vom Corium aus. Sie entstehen stets zuerst als eine Erhebung desselben, die aber von vorn herein auch die Epidermis in Mitleidenschaft zieht, da diese die Erhebung überkleidet. Die weitere Ausgestaltung kann sich auf die von der Lederhaut gebildete Grundlage wie auf den epithelialen Überzug in verschiedenen Kombinationen erstrecken. In diese Gruppe sind zu rechnen die Schuppen der Knochenfische und Reptilien, die Vogelfedern und die Säugethierschuppen.

Wie verhalten sich die einzelnen Organe dieser beiden Gruppen hinsichtlich der Homologie zu einander, wie ist diese Eintheilung zu begründen, giebt es noch anders geartete Organe der Haut? Das sind die wesentlichen Fragen, die sich Verf. vorlegt. Zur Sicherung des Urtheils hinsichtlich der von der Haut gelieferten Organe wird der Bau speciell der Epidermis als solcher mit in Betracht gezogen, da sich aus der allgemeinen Leistung dieser in den einzelnen Wirbelthiergruppen ein Verständnis erwarten lässt für die Organe an deren Bau sie sich betheiligt. —

Fig I

Triacanthus.

Fig II

Balistes.

Fig III.

Monacanthus.

Fig IV

Mutes

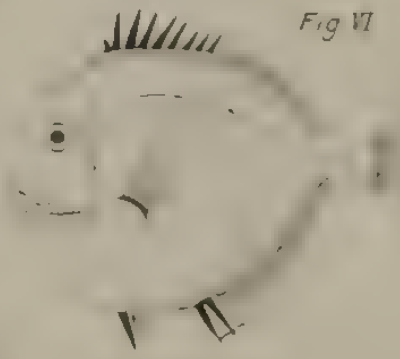
Fig VI

Acant jun

Fig V

Chormemus

Fig VI



Acanthurus

Fig VII

Calamostoma

Fig VIII

Amphacanthus

Fig IX

Ekamphosus

Fig X

Centriscus.

Fig XI

Amphisile.

Fig 1

Monacant

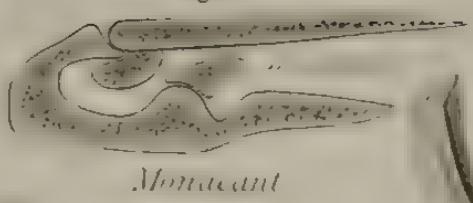


Fig 2

Monacant

Fig. 3.

Zeus

Fig 4

Monocentr

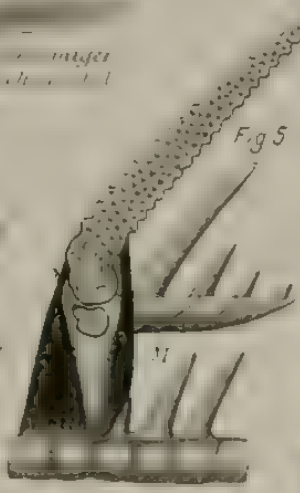


Fig 5

Triacant.

Fig 6

Triacant.

Fig 7

Triacant.

Fig 8

Centrisc

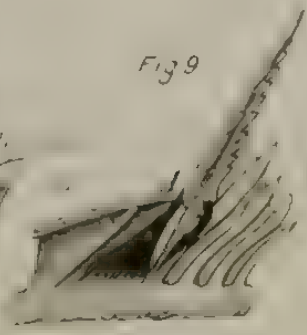


Fig 9

Centrisc.

Fig 10

Chorinem.

Fig 11

Chorinem.

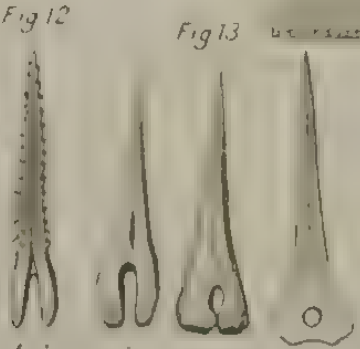


Fig 12

Fig 13

Centrisc.

Chorinem.

Fig 14

Chorinem.

Wilhelm Engelmann

Wilhelm Engelmann

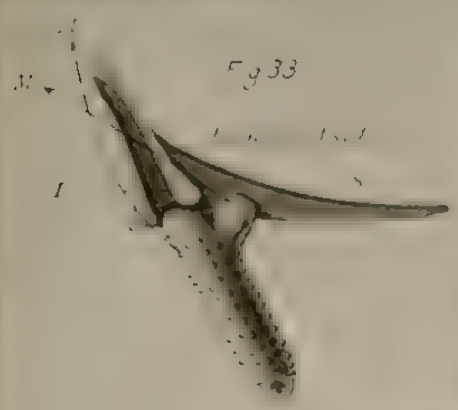


Fig 33

Fig 34

Hemmfortsatz

Fig 35

Schultergurtel

Triacant.

Monacanthus

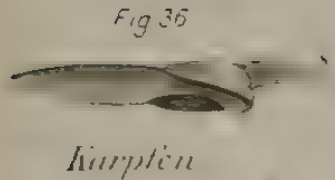


Fig 36

Karpfen

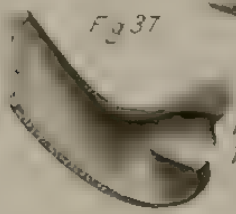


Fig 37

Hemmfortsatz

Lager

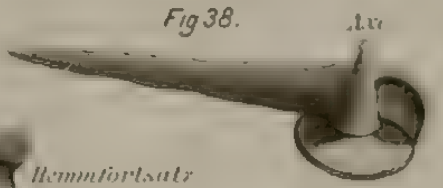


Fig 38.

Hemmscheide

Monocentr.

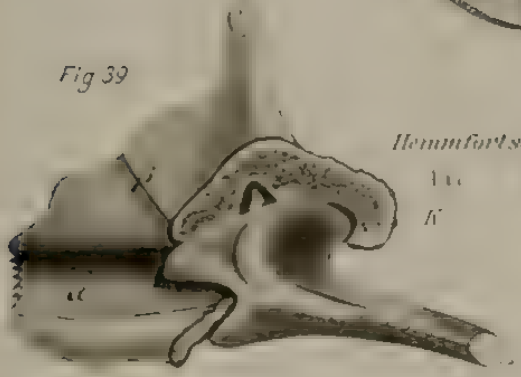


Fig 39

Hemmfortsatz

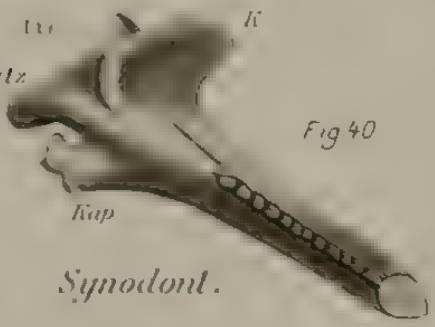


Fig 40

Synodont.

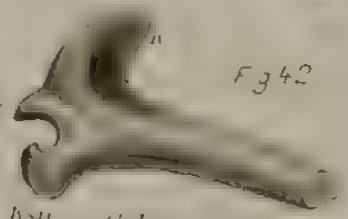


Fig 42

Silurus

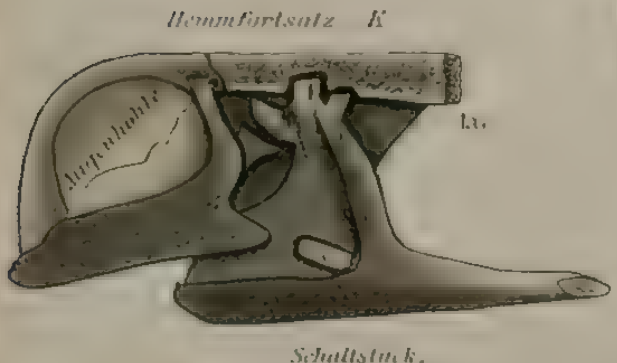


Fig 41.

Hemmfortsatz K

Augenhöhle

Schultstück.

Dactylopterus.

Fig 43

Salmo.

Das reiche Beobachtungsmaterial, das sich über Cyclostomen, Teleostier, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere erstreckt, wird in der Weise behandelt, dass für jede Gruppe die gewonnenen thatsächlichen Ergebnisse gesondert vorgeführt werden. Die Beschreibung wird durch klare, bildliche Darstellungen illustrirt. An den deskriptiven Abschnitt fügt sich jedes Mal eine kurze Zusammenfassung der Befunde. Zum Schlusse wird die Homologie der vom Integument gebildeten Organe kritisch begründet.

Bei der Fülle des verarbeiteten Materials und bei dem Reichthum und der Mannigfaltigkeit der Ergebnisse, die diese Arbeit bietet, erscheint es dem Referenten unmöglich in knapper Form eine nur annähernd vollständige Übersicht des Inhalts zu geben. Ich muss mich darauf beschränken, nur einen Theil der wichtigsten Ergebnisse in dieser Besprechung zu berücksichtigen.

Bei den Cyclostomen (Bdellostoma, Myxine, Petromyzon, Ammocoetes) finden die Exkretionsvorgänge an der Epidermis, die Schleimbildung und die Verhornung eine eingehende Besprechung. Die Genese und das Schicksal der verschiedenen schleimbildenden Elemente, ihre Struktur, der Vorgang der Exkretbildung wird vorgeführt. Hinsichtlich der letzteren sei auf die enge Beziehung des Zellkernes zur intracellulären Schleimproduktion hingewiesen (pag. 35, 42). Ferner werden die verschiedenen Formen der großen Schleimzellen auf ihren Bau und ihre Entwicklung untersucht, und ihre gegenseitigen Beziehungen abgewogen. Die Verhornung in der Epidermis und an den Hornzähnen von Petromyzon findet Berücksichtigung (pag. 43). Die Hornbildung leitet sich ein durch die Bildung eines peripheren Hornmantels an den einzelnen Zellen, der sich auf Kosten des peripheren Protoplasmas vergrößert. Der Kern wird erst spät in Mitleidenschaft gezogen; er erleidet mit dem centralen Theil des Protoplasmas ähnliche Umbildungen, wie bei der Schleimbildung. Hinsichtlich der Hornzähne betont Verf. wiederholt, dass es Organe seien, die speciell für die Cyclostomen ausgebildet und auf diese Formen beschränkt seien. Mit Recht wird die Vergleichung derselben mit den Hautzähnen der Fische oder gar mit den Hartsubstanzzähnen höherer Wirbelthiere entschieden zurückgewiesen (pag. 57). Die Schleimsäcke von Myxine und Bdellostoma werden mit Vorbehalt in genetische Beziehung zu den Hautsinnesorganen der Petromyzonten gebracht (pag. 60). Diese Ansicht stützt sich auf die Anordnung der Organe in der Hauptseitenlinie, ferner auf die Thatsache, dass auch andere Hautsinnesorgane bei beiden Formen nicht nachgewiesen werden konnten, endlich darauf, dass die Schutzzellen in den Hautsinnesorganen der Fische einmal eine Stütze für die Sinneszellen abgeben, außerdem aber noch eine sekretorische Thätigkeit erkennen lassen. Alle diese Umstände zusammen lassen diese Auffassung, die — allerdings ohne eingehende Begründung — gelegentlich schon von Leydig vertreten worden ist, sehr wohl annehmbar erscheinen.

Hautsinnesorgane fand Verf. nur bei Petromyzonten; Bau und Anordnung derselben findet Berücksichtigung (pag. 48); in letzterer Hinsicht sei die Gruppenstellung der Organe am Kopf und im vorderen Theil des Rumpfes erwähnt. Wegen ihrer Größe und wegen der Betheiligung des Coriums an ihrem Bau, wodurch sie sich von den homologen Gebilden der Amphibien und Knochenfische auszeichnen, muss dem Einzelorgan ein hoher Grad der Ausbildung zugesprochen werden. Ihr Beschränktbleiben auf wenige Reihen am Kopfe und Rumpfe gegenüber der größeren Verbreitung homologer Organe über den ganzen Körper bei Selachiern, Teleostiern und zum Theil auch bei Am-

phibien weist auf eine Rückbildung dieses ganzen Sinnesapparates bei Cyclostomen hin.

Von Teleostiern wurden untersucht: Barbus fluviatilis, Idus melanotus, Phoxinus laevis, Cyprinus carpio, Leuciscus cephalus, Perca fluviatilis, Salmo fario, Anguilla vulgaris, Clupea harengus und Zoarces viviparus. Der Bau der Epidermis, der auf den verschiedenen Abschnitten der freien Schuppenoberfläche Verschiedenheiten aufweist, die Schleimbildung und Verhornung finden Berücksichtigung. Bei der Schleimbildung findet in ähnlicher Weise wie bei Cyclostomen eine intensive Betheiligung des Zellkernes statt (pag. 111). Den großen Kolbenzellen wird neben ihrer exkretorischen Funktion einzellige Drüsen noch eine Bedeutung als Stützapparate für die zarte Epidermis und als Vermittler für sensorielle Eindrücke zuerkannt (pag. 66). Die Exkretbildung beginnt in den peripheren Plasmatheilen des Zellkörpers. In den sehr zahlreichen Kolbenzellen des Aales tritt neben dieser peripheren Exkretbildung noch eine zweite, vom Zellkern ausgehende auf (pag. 116). Vielfach in der Epidermis verbreitet kommen lymphatische Zellen vor. Dieselben finden bei Barbus (pag. 69) und Salmo (pag. 112) eine eingehende Besprechung. Neben vereinzelten solchen Zellen, die in der oberflächlichen Lage der Epidermis verstreut sind, finden sie sich in regelmäßiger Lage über der basalen Zellschicht der Oberhaut, wo sie bei Salmo einen mächtigen Plexus formiren. Innerhalb desselben findet eine Vermehrung der Zellen statt Mitosen; ferner wandern wohl Zellen von hier aus zwischen die Epidermiszellen der oberflächlichen Lagen. Endlich treten häufig solche Zellen an der basalen Grenze der Epidermis auf, welche entweder vom Corium in die Oberhaut eintreten oder umgekehrt aus der letzteren auswandern. Die Frage nach Herkunft und Bedeutung dieser Zellen wird eingehend ventilirt. Verf. kommt zu dem Schluss, dass es sich thatsächlich um lymphatische Elemente handle, die vom Corium aus in die Epidermis einwandern (pag. 112 ff.). Die Innervation der Epidermis wird an Golgi-Präparaten untersucht. Allenthalben treten feine Nervenfasern in die Epidermis ein, und verzweigen sich zwischen den Zellen derselben. Zwar scheinen die Präparate auf eine freie Endigung der Nervenfasern im Epithel hinzuweisen, doch zieht Verf. diesen Schluss nicht, indem er — meines Erachtens mit vollem Recht — auf die Unzuverlässigkeit der Silberimprägnationsmethode hinweist (pag. 72).

Der Schwerpunkt wird auch hier auf das Verhalten der Hautsinnesorgane gelegt. Isolirte Stiftchenzellen als einfachste Sinnesorgane der Haut, wie sie Kölliker beschreibt, konnten weder bei Teleostiern noch Cyclostomen nachgewiesen werden (pag. 99). Die Sinnesorgane kommen in dreifacher Form vor, als Endknospen, kleine knospenförmige aus gleichartigen Zellen bestehende Organe; Endhügel, größer komplexer gebaute Bildungen; periphere Schutzzellen derselben sind aus Sinneszellen hervorgegangen und funktioniren, abgesehen davon, dass sie das Organ nach außen abschließen, als schleimbereitende Zellen und damit als Schutzapparat für die eigentlichen Sinneszellen; endlich Endplatten, die in ihrem Vorkommen auf die Sinneskanäle beschränkt sind. — Die Innervation der Sinnesknospen ist (bei Barbus pag. 78) eine doppelte. Einmal lassen sich Nerven nachweisen, welche mit den Sinneszellen der Knospe in direkte Verbindung treten. Diese repräsentiren den eigentlichen Sinnesnerv. Außerdem ist jede Knospe umsponnen von einem korbartigen Geflechte feiner Nervenfasern. Es wird der Nachweis zu bringen versucht, dass diese peripheren Geflechte mit den Nervenendigungen in der Epidermis überhaupt in

Parallele gestellt werden müssen. Sie stellen demnach keine specifischen Sinnesnerven vor, die etwa von der Endknospe aus durch Kontaktwirkungen erregt würden, sondern sie stehen, gerade wie die Nervenendigungen in der Epidermis überhaupt, im Dienste des allgemeinen Hautsinnes. Die benachbarten Epidermiszellen bilden um das eigentliche Sinnesorgan (Knospen und Endhügel) eine Scheide, die ihre Entstehung von der basalen Lage der Epidermis nimmt. — Die Sinnesorgane kommen auf der ganzen Körperoberfläche, auch auf den Flossen verbreitet vor. Sie sind am reichlichsten am Kopfe und am vorderen Rumpfende, um nach hinten an Zahl abzunehmen; neben den Endplatten des Kopf- und Seitenkanalsystems, die durch ihre Lage in der Tiefe der Kanäle dem direkten Kontakt mit dem umgebenden Medium entzogen sind, finden sich allenthalben Endknospen und Endhügel in die Oberhaut der Körperoberfläche eingelagert. Letztere sind vielfach in linearen oder unregelmäßigen Gruppen angeordnet; am Kopfe wird jede solche Gruppe von einem Nervenästchen versorgt; am Rumpfe liegen solche Gruppen auf den Schuppen. Diese Gruppenstellungen entstehen von einem Organ aus, das sich wiederholt theilt. So wird gelegentlich darauf hingewiesen, wie mit der Vergrößerung der Schuppe eine Vermehrung der Sinnesorgane auf der letzteren stattfindet (pag. 91). Gerade am Kopfe geht bisweilen, z. B. bei Barbus, die lineare Gruppirung in eine mehr diffuse Verbreitung über. An den Hautsinnesorganen sind Reduktionserscheinungen nachweislich. Bei Barbus, z. B. werden im Frühjahr solche ausgestoßen. Dabei fallen dieselben entweder einer gänzlichen Rückbildung anheim, oder sie geben (bei Cyprinoiden) Veranlassung zur Entstehung von Perlorganen. An Stelle des ausgestoßenen Sinnesorgans greift eine Epithelwucherung Platz; dieser durch das Verhalten der Zellen scharf charakterisirte Epithelbezirk giebt die Matrix für ein Perlorgan ab. Zur Brunstzeit bilden sich an solchen Stellen unter Vermehrung der Zellen und energischer Verhornung die höckerförmigen Hervorragungen des Perlausschlags. Es fehlen in Folge dessen den Perlorganen die specifischen Sinnesnerven, und sie zeigen in ihrer Anordnung am Kopfe und auf den Schuppen eine weitgehende Übereinstimmung mit der der Sinnesorgane. Nach Ablauf der Brunstzeit wird der Hornkegel abgeworfen; das Organ als solches bleibt indess bestehen und erhält so eine gewisse Selbständigkeit. Periodisch wiederkehrend tritt an ihm die Hornzahnbildung auf. Die Frage, ob sich einzelne Perlorgane in der Ontogenie von vorn herein als solche anlegen, bleibt offen (pag. 96).

Von Amphibien kamen Rana, Dactylethra, Bufo, Siredon, Menobranchus, Cryptobranchus, Triton, Pleurodeles und Salamandra zur Untersuchung. Zunächst werden die Larven und erwachsenen Formen der Anuren, weiterhin die Urodelenlarven, endlich erwachsene Perennibranchiaten und Urodelen behandelt.

Zunächst ist darauf hinzuweisen, dass die Epidermis der Amphibienlarven keineswegs mit der der Fische übereinstimmt. Es fehlen die kleinen Schleim- und Becherzellen, die die Oberhaut der Fische charakterisiren; die lymphatischen Elemente sind spärlich vorhanden; die Dicke der Epidermis ist gering; dazu finden sich komplicirtere Drüsenbildungen, die dem Integument der Fische vollständig fehlen.

Aus den eingehenden Darlegungen über die Entwicklung der Haut von Rana pag. 126 ff. seien nur einige Punkte herausgegriffen. Die glatten Muskelzellen des Integumentes entwickeln sich aus Zellen der Epidermis. Es trifft das einmal zu für den basalen Belag der Hautdrüsen; ferner treten, unabhängig

von den letzteren, Züge glatter Muskulatur auf, die senkrecht zur Körperoberfläche gestellt sind und die Epidermis mit der tiefen, straffen Lage des Coriums verbinden. Sie gehen aus Zellen der basalen Schichten der Epidermis hervor. Diese Einrichtung wird funktionell für die schnelle, energische Entleerung der Hautdrüsen (Ausspritzen des Sekretes) in Anspruch genommen; ferner wird sie für die Ernährung der Epidermis durch die Regulirung der Blutzufuhr und endlich durch Beeinflussung der Chromatophoren für den Farbenwechsel von Bedeutung sein (pag. 130). Von großer Wichtigkeit erscheint ferner der Nachweis, dass die basalen Lagen der Epidermis sich in bemerkenswerther Weise an den Bildungen der Lamellensysteme des Coriums betheiligen. Allenthalben konnten Verbindungen der basalen Epidermiszellen mit den Zellen der Lederhaut durch protoplasmatische Fortsätze nachgewiesen werden. Endlich lösen sich basale Zellen der Oberhaut aus dem epithelialen Verbande und rücken in die Tiefe des Corium. Es betheiligt sich demnach das Ektoderm direkt an der Bildung der Lederhaut und zwar liefert es sowohl Fibrillen wie zellige Elemente. Im Speciellen erscheinen diese Vorgänge, im Verbande mit der Differenzirung der Epidermis überhaupt, ziemlich komplicirt. Die Epidermis ist zunächst einschichtig, dann zweischichtig. Die oberflächliche Lage stellt eine Deckschicht dar, die während des Larvenlebens als solche erhalten bleibt; die tiefe Lage dagegen erleidet vielfache Umbildungen. Ihre Zellen vermehren sich und wachsen zu großen Zellen heran. Schon diese Zellen betheiligen sich an der Bildung der oberflächlichsten noch zellfreien Lagen des Corium. Durch Theilung der großen Zellen entsteht in der Epidermis eine intermediäre Schicht. Die Zellen dieser, zwischen Deck- und Basalzellen eingeschobenen Lagen dienen einmal zum Ersatze der vielfach abgestoßenen Deckzellen, zum Theil liefern sie Pigmentzellen. Die durch Theilung der großen Zellen entstandenen Elemente wandern aber zum Theil auch in das Corium aus. Bis zu diesem Stadium blieben die großen Zellen als basale Lage erhalten; nunmehr erfolgt eine rapide Vermehrung derselben und eine Zeit lang bleiben die aus jeder primären Zelle hervorgegangenen Elemente als geschlossene Gruppen neben einander liegen. Auch aus diesen Gruppen treten noch Elemente in das Corium über. Unter Vermehrung der Zellen verwischen sich später die Gruppen. Einzelne der primären Basalzellen geben die Grundlage ab für jene Muskelzüge, die die Epidermis und Lederhaut verbinden, indem sie sich unter wiederholter Theilung zu Muskelzellen umbilden (pag. 141).

An die Entwicklung der Epidermis von Rana im Allgemeinen schließt die der Hautdrüsen (pag. 143) und der Hautsinnesorgane (pag. 146). Mit aller Bestimmtheit werden die Unterschiede hervorgehoben, die sich in den Anlagen beider Organe ergeben. Die Ausbildung der Sinnesorgane beginnt am Kopfe und schreitet am Rumpfe schwanzwärts vor. Gleichzeitig entwickeln sich die specifischen Sinnesnerven. Dieser Vorgang ist »kein Auswachsen des Nervenstammes, sondern eine Differenzirung und Herausbildung« desselben »aus dem Ektoderm. Von Strecke zu Strecke bleibt in der Anlage eines Hautsinnesorgans die primäre Beziehung der Nerven zum Oberhautepithel erhalten«. Die Zellen der Sinnesorgananlage sind zunächst durchaus gleichartig. Weiterhin vollzieht sich an diesen Zellen eine Sonderung in die birnförmigen, central gelagerten Sinneszellen und die cylindrischen, peripheren Stützzellen. Endlich treten später die benachbarten Epidermiszellen als Deckzellen zu den Organen in engere Beziehung. Letztere erfahren gegen Ende des Larvenlebens eine Verhornung. Zur Zeit der Metamorphose bilden sich die Organe zurück; die specifischen Elemente derselben

werden ausgestoßen; an den betreffenden Stellen kommt es zur Proliferation der Epidermiszellen und, durch lokale stärkere Verhornung, zur Bildung eines oberflächlichen Hornzapfens; kurz zu Bildungen, die in allen wesentlichen Punkten sich wie die Perlorgane der Cyprinoiden verhalten und diesen homolog zu erklären sind (pag. 150). Nach einigen Häutungen bleibt die Bildung des Hornkegels aus; unter bestimmten Veränderungen der Epidermis und des Corium gehen diese Gebilde in Tastflecken über. Bufo zeigt ähnliche Zustände wie Rana (pag. 154). Bei Dactylethra erhalten sich die Sinnesorgane auch nach der Metamorphose. Am Kopf und Rumpf finden sie sich in den typischen Reihen; jede derselben ist aus linearen Gruppen von 3—7, tief gelagerten Sinnesorganen zusammengesetzt (pag. 152).

Entwicklung und Bau der Epidermis und ihre Organe bei Urodelenlarven wird bei Triton, Salamandra und Siredon besprochen. Die Anlage der Hautsinnesorgane tritt schon sehr frühzeitig auf (Embryonen von 4 mm Länge) und zwar als eine einheitliche linienförmige Verdickung der Epidermis an der der Seitenlinie entsprechenden Stelle. Auch hier wird der primäre Zusammenhang des R. lateralis n. vagi mit den Endorganen konstatirt (pag. 157). Die Ausdehnung dieser kontinuirlichen Anlage schreitet von vorn nach hinten fort. Später erst erfolgt der Zerfall dieser einheitlichen Anlage und die Ausbildung der Endknospen, die gleichfalls vorn beginnt. — Die Drüsenentwicklung beginnt in der zweiten Hälfte des Larvenlebens. Junge Siredon und Larven von Salamandra (pag. 163) zeigen ähnliche Verhältnisse wie Triton. Bei Salamandra beginnt wohl in Folge der intrauterinen Entwicklung die Drüsenbildung sehr viel später, als bei letzteren. Bei allen Urodelen ist jede einzelne Drüsenanlage von vorn herein selbständig und entsteht durch Vermehrung der Zellen der basalen Epidermislage. Irgend welche Beziehungen zu den Leydig'schen Zellen oder zu Sinnesorgananlagen sind nicht nachweislich. Die Drüsen entbehren zunächst des Ausführganges; derselbe bildet sich erst, nachdem sich der Drüsenkörper entfaltet und die Exkretbildung begonnen hat, indem sich das Exkret zwischen die oberflächlichen Zellen hindurchdrängt. Anatomisch hat der Drüsenausführgang zunächst die Bedeutung erweiterter Intercellularlücken. Bei einer Art von Drüsen, die am frühesten gebildet wird, handelt es sich um körnchenhaltige Drüsenzellen, das Exkret wird durch den Zerfall dieser Zellen gebildet; bei der anderen, erst nach der Metamorphose gebildeten Drüsenart, ist das Exkret glashheller Schleim, der von den längere Zeit bestehenbleibenden Zellen abgegeben wird. Die Entwicklung der Hautsinnesorgane vollzieht sich bei Siredon (pag. 165) zunächst genau wie bei Triton. In den Seitenlinien tritt die einheitliche, linienförmige Anlage auf, die sich in eine Reihe von Einzelorganen auflöst. Jedes dieser Einzelorgane lässt durch Sprossung zwei weitere hervorgehen, so dass in der Seitenlinie Organreihen sich finden, die aus Gruppen von drei Sinnesorganen sich aufbauen. Diese Gruppenstellung ist also auch hier die Folge der Entwicklungsvorgänge (pag. 167).

Ausführlich wird weiterhin auf Anordnung und Bau der Hautsinnesorgane bei erwachsenen Perennibranchiaten eingegangen. Bei Siredon liegen die Organe am Kopf und am Rumpf in den typischen Reihen; jede Reihe wird durch eine schmale Flur von Endhügeln gebildet. In diesen Fluren liegen die Organe theils einzeln, theils bilden sie unregelmäßige, rundliche Gruppen von 3—5.

Menobranchus zeigt im Bau der Epidermis und ihrer Organe die gleichen Verhältnisse wie Siredon. Die Sinnesorgane sind allenthalben in linienförmigen Gruppen angeordnet (pag. 176).

Die Haut von Cryptobranchus ist durch einen großen Reichthum an fingerförmigen Lederhautpapillen ausgezeichnet. Es sind zwei Arten derselben zu unterscheiden. Die einen stellen einfache Erhebungen des Corium dar, die für die Ernährung der Epidermis bedeutungsvoll sind. Andere entstehen an der Stelle abgestorbener und ausgestoßener Sinnesorgane. Bei diesem Vorgange kommt es zur Bildung von subepidermalen Tastkörperchen, indem Epidermiszellen aus der Umgebung des Sinnesorgans unter Verhornung in die Tiefe rücken (pag. 180). Die Verbreitung der Organe über den Körper folgt im Allgemeinen den bekannten Linien, innerhalb derselben stehen die Organe in breiten Fluren bald vereinzelt, bald in unregelmäßigen Gruppen. Die eliminirten Organe werden durch neugebildete ersetzt, die von anderen aus durch Theilung entstehen. Diese Vorgänge der Elimination und Neubildung sind auch bei alten Thieren nachweisbar.

Von den Befunden an Tritonen sei auf das Verhalten der Hautsinnesorgane in ihrer Beziehung zur Lebensweise der Thiere hingewiesen. Bei Larven sind dieselben stets hochgelagert. Durch das Leben auf dem Trocknen veranlasst, sinken die Organe in die Tiefe; die Stützzellen verhornen, es kommt zur Ausbildung einer zweiten epidermoidalen Scheide und eines Follikels. Die Sinnesorgane werden so gegen das Eintrocknen geschützt. Während des Landaufenthaltes, namentlich während des Winterschlafs finden an den Organen Reduktionserscheinungen statt; viele derselben gehen ganz zu Grunde. Im Frühjahr findet eine Regeneration der Einzelorgane und ferner ein Ersatz der zu Grunde gegangenen durch Neubildung von Endknospen statt. Die letztere erfolgt wiederum durch Theilung von bereits vorhandenen (pag. 185 ff.).

Auch bei Pleurodeles erhalten sich die Hautsinnesorgane nach der Metamorphose und zeigen dann vielfach in den Hauptreihen linienförmige Gruppenstellungen. Bei Salamandra verschwinden dieselben nach der Metamorphose vollkommen.

Von Reptilien wurden Hatteria, Lacerta, Anguis, Tropidonotus, Coronella, Pelias, Crocodilus und Chamaeleo untersucht. Hatteria (pag. 197 nimmt hinsichtlich des Baues der Epidermis und ihrer Organe eine primitive Stellung ein. Die Entwicklung des Integumentes wird ausführlich an Lacerta behandelt. Die ausschlüpfende Eidechse bringt ein fötales Stratum corneum mit zur Welt; unter demselben findet sich das bleibende Stratum corneum mit Oberhäutchen, verhornten und plasmatischen Zellschichten vorgebildet. Ersteres, von Kerbert unzweckmäßig als Epitrichialschicht bezeichnet, wird nach dem Verlassen des Eies abgeworfen. Die Epidermis der erwachsenen Reptilien lässt eine mehrfache Schichtung erkennen. Die Schichten entstehen durch periodisch auftretende Wucherung der basalen Epidermislage und Verhornung der so gelieferten Zellen. Jede solche Schicht legt sich geschlossen an und stellt eine Epidermisgeneration vor. Unter der an der Oberfläche frei zu Tage tretenden Schicht finden sich ein oder zwei solcher Generationen vorgebildet. Erstere wird bei der Häutung abgestoßen, und an ihre Stelle tritt die fertig unter ihr liegende jüngere Generation. Kurz nach der Häutung beginnt in der Tiefe von der Basalschicht aus die Bildung einer neuen Generation. Aus diesen Verhältnissen erklärt sich die Verschiedenheit im Bau der Epidermis (pag. 204 ff.), die sich im Wesentlichen in einer Vermehrung oder Verminderung der Schichten äußert, je nachdem man vor oder nach der Häutung untersucht. — Der Verhornungsprocess beginnt an der Peripherie der Zellen mit der Bildung eines peripheren Hornmantels, der sich weiterhin auf Kosten des

Protoplasmas verdickt und mit dem Zugrundegehen des Kerns und der Überführung der Zelle in ein Hornschüppchen endet (pag. 209, 222, 235). — Hinsichtlich des Baues des Corium bei der erwachsenen Eidechse sei auf die Verhältnisse des Stratum pigmentosum hingewiesen pag. 204), ferner auf die Beobachtung glatter Muskelzüge, die, senkrecht zur Oberfläche gestellt, die Epidermis mit tiefen Lagen der Lederhaut verbinden pag. 206). Noch reichlicher sind dieselben bei Chamaeleo entwickelt pag. 231). Verf. spricht die Vermuthung aus, dass sich diese Muskelzellen ähnlich wie bei Rana ontogenetisch vom Ektoderm ableiten. Funktionell wird diese Einrichtung mit dem Farbenwechsel in Beziehung gebracht; eine Annahme, die bei der Anordnung der Chromatophoren im Corium durchaus wahrscheinlich ist. Eine eingehende Untersuchung wird dem Bau und der Entwicklung der Schenkelporen gewidmet pag. 212). Das Charakteristische derselben liegt in der lokal auftretenden, lebhaften Vermehrung von Epidermiszellen und der schnell anschließenden Verhornung der Zellen. Das Keimlager, von dem aus die Bildung der verhornenden Zellen erfolgt, ist in die Tiefe gerückt und ragt in einen Lymphraum hinein. Die verhornten Zellen selbst formiren einen Zapfen, der in der eingesenkten Oberhaut steckt und mit seinem Ende frei hervorragt. Nach Bau und Entwicklung der Organe ergiebt sich keine Möglichkeit, dieselben mit anderen Epidermoidalorganen in Parallele zu bringen. Über ihre Funktion äußert Verf. die Vermuthung, dass es sich um Duftorgane handeln könne.

In weiter Verbreitung kommen Tastflecken bei den Reptilien vor, die in ihrer Anordnung auf der Körperoberfläche in topographische Beziehung zu den Schuppen treten müssen. Hatteria zeigt sie in der einfachsten und auch wohl primitivsten Form (pag. 199). Sie finden sich hier in wechselnder Zahl an den Schuppenrändern und stellen Sinnesorgane vor, die in der Epidermis selbst gelagert sind; die darunter liegende Coriumschicht zeigt gleichfalls charakteristische Veränderungen. Bei Anguis pag. 223) fanden sich die Tastflecken einzeln auf der Mitte der Schuppen. In der Ontogenie legen sich die Organe als lokale Wucherungen der Zellen der basalen Epidermislage an, zu denen Nervenfasern verfolgbar sind; sie zeigen hierin eine gewisse Ähnlichkeit mit den Zuständen bei Hatteria. Es tritt also der epidermoidale Charakter der Organe, der bei Hatteria sich im erwachsenen Zustand erhält, bei Anguis in der embryonalen Anlage gleichfalls hervor. Wenn auch nicht bewiesen, so wird es doch sehr wahrscheinlich gemacht, dass die Sinneszellen weiterhin aus dem Verbande der Epidermis ausscheiden und sich in die Lederhaut einsenken. Letztere erhebt sich zu einer fingerförmigen Papille, in deren Spitze jene Zellen als echtes Tastkörperchen eingelagert sind. In der über der Papille liegenden Epidermis, ferner auch an den tieferen Lagen der Cutis entstehen dann weitere Veränderungen. Bei Krokodilen fanden sich Tastflecken einzeln auf der Mitte jeder Körperschuppe. Unter der im Bereiche des Fleckens modificirten Epidermis liegen 6—8 Tastkörperchen in einer umfänglicheren Papille der Lederhaut (pag. 229). — Es wird wahrscheinlich gemacht, dass das Vorhandensein einer größeren Zahl von solchen Tastflecken auf der Oberfläche der einzelnen Schuppen und zwar in biserialer Anordnung auf denselben, einen primitiven Zustand darstelle. Eine Veränderung der Zahl wird entweder durch eine Rückbildung von Einzelorganen hervorgerufen, die mit dem völligen Schwinden der Organe enden kann. In anderen Fällen findet eine Koncentration der Einzelorgane statt. So erklärt sich der Zustand bei Crocodilus, wo eine größere Zahl von Tastkörperchen unter einem Tastfleck liegen pag. 238).

Bei den Vögeln (pag. 239) wird in kurzen Zügen die Federentwicklung rekapitulirt und mit aller Schärfe auf die Übereinstimmungen hingewiesen, die gerade in den ersten embryonalen Stadien die Federbildung mit den Schuppenbildungen der Reptilien zeigt. Erweitert und vertieft wird diese Vergleichung, indem auch das Verhalten der Federscheide und die Schichtungen am Epithel des Federfollikels in Betracht gezogen werden.

Bei den Säugethieren wird der Bau der Epidermis zunächst hinsichtlich des Verhornungsvorganges geprüft und auf die Unterschiede hingewiesen, die in dieser Beziehung zwischen Sauropsiden und Mammaliern bestehen (pag. 252). Eine gewisse Periodicität des Verhornungsprocesses lässt sich auch in der Haut der Säugethiere nachweisen, und zwar durch das gelegentliche Fehlen gerade der Epidermisschichten, in welcher sich der Verhornungsprocess einzuleiten pflegt (Stratum granulosum und lucidum). Das Stratum corneum lagert dann direkt dem Stratum plasmaticum ohne jene vermittelnden Schichten auf; das Sistiren der Hornbildung kommt hierin zum Ausdruck. Der Schwerpunkt dieses Abschnittes liegt in dem Verhalten der Haare; Entwicklung, Bau der Einzelorgane mit ihren Scheiden, Verbreitung derselben auf der Körperoberfläche wird immer im Hinblick auf die phylogenetische Ableitung besprochen.

Auf diesem vielbearbeiteten Gebiet werden neue Thatsachen vorgeführt und Bekanntes durch die vergleichende Methode in neuer Auffassung dargestellt. Es sei hier hingewiesen auf den Bau des Integumentes und der Haare bei Ornithorhynchus (pag. 264), die in mehr als einer Hinsicht Eigenartigkeiten aufweisen. Wichtig erscheint dabei, dass sich auch in dieser Hinsicht keine primitiven Zustände bei Ornithorhynchus ergeben. — Hervorgehoben seien noch die Angaben über die ontogenetische Entwicklung des Haarkleides. Die erste Anlage desselben tritt am Rumpfe in Form von deutlichen Längsreihen von Einzelhaaren auf [Felis (pag. 283), Canis (pag. 284), Coelogenis (pag. 286)]. Weiterhin erfolgt eine Auflösung dieser Reihen, die sich wohl allein durch Unregelmäßigkeiten im Flächenwachsthum des Integumentes erklärt. Die einzelnen Haaranlagen erscheinen dann gleichmäßig über die Körperoberfläche verbreitet; von diesem Zustande leitet sich erst die Gruppenstellung der Haare ab, und zwar in der Weise, dass vom Haarfollikel aus durch Seitensprossungen Nebenhaare gebildet werden. Ausführlich behandelt wird die Anordnung der Tasthaare am Kopfe bei Vertretern der verschiedensten Säugethiergruppen (pag. 288). Diese Sinushaare zeigen sich in ziemlich typischen Reihen oder in Komplexen angeordnet, die in auffallender Weise dem Verlaufe der Hauptäste des Trigeminus folgen. Dabei entwickeln sich dieselben getrennt von einander jedes für sich, und die Haare einer Reihe legen sich gleichzeitig und früher als die Haare des Rumpfes an. Die Reihen- und Gruppenbildung ist also am Kopfe von vorn herein gegeben, während sie sich am Rumpfe in ihren definitiven Zuständen erst durch Sprossungen der Einzelhaare ausbildet. — Hinsichtlich des Baues der einzelnen Haare bei verschiedenen Thieren wird die Gleichartigkeit in allen wesentlichen Punkten betont; Unterschiede basiren wesentlich auf der verschieden starken Ausbildung der typischen Bestandtheile (pag. 297).

In dem Schlusstheil (pag. 294), der den Titel die Homologie der Integumentalorgane führt, wird eine Übersicht über die mannigfachen Gebilde gegeben, die in der Haut der Wirbelthiere auftreten und eine streng abwägende Vergleichung derselben durchgeführt. Manche Thatsache, die bei der Vor-

führung und Besprechung der Befunde nur kurz berührt wurde, findet hier eingehende Berücksichtigung.

Es seien aus diesem gedanken- und anregungsreichen Abschnitt nur einige Punkte herausgegriffen. Die weit verbreiteten Schuppenbildungen treten allgemein als echte Coriumgebilde auf, zu denen die Epidermis in bestimmte Beziehung tritt. Der erste Anstoß zur Schuppenbildung in der Wirbelthierreihe geht indess aus von der Epidermis durch Bildung einer basalen Schmelzschicht. Als Reaktion auf diese Bildung entwickelt sich die erste Hartsubstanz im Corium, die Anlage der Placoidschuppe. Weiterhin bedarf es der epidermoidalen Anregung nicht mehr, die Coriumwucherung tritt selbständig auf: Knochenschuppen ohne Schmelzbildung bei Teleostiern. Die Selbständigkeit der Schuppenanlage, und zwar ausgehend von der Lederhaut, beherrscht bei allen höheren Wirbelthieren den Bildungsprocess. Bereits bei Teleostiern kommt es aber in Folge der Anordnung der Schuppen zu einander zu Differenzirungen des Epidermisüberzuges der letzteren. Hier schon leitet sich z. B. ein Verhornungsprocess an dem Theile der Schuppenoberfläche ein, der bei der dachziegelförmigen Anordnung der Schuppen unbedeckt bleibt. So findet sich hier schon die Hornschuppe vorbereitet. Bei Reptilien ist — bedingt durch das Landleben — der Verhornungsprocess der Schuppenoberfläche viel weiter geführt. Neben knöchernen Coriumschuppen bestehen Hornschuppen (Anguis); unter Rückbildung der ersteren (Lacerta) bildet sich die für Reptilien typische Form aus: Hornschuppe mit der Grundlage einer bindegewebigen Lederhautpapille. Die Hornschuppen der Reptilien liefern die Grundlage für die Federn der Vögel, und zwar entspricht Schaft und Spule der letzteren der Hornschuppe, die Federpapille der Cutispapille der Reptilienschuppe.

Die bei wasserlebenden Wirbelthieren verbreitetsten Epidermoidalorgane sind die Hautsinnesorgane. Dieselben treten als Endknospen, Endhügel und Endplatten auf; diese drei Formen stellen homologe Gebilde dar; die Unterschiede sind durch die geringere oder höhere Ausbildung der Organe bedingt. Bei Cyclostomen finden sie sich in Reihen, die den Hautästen des Facialis und Trigeminus am Kopfe, dem R. lateralis vagi am Rumpfe folgen. Hier schon macht sich eine Neigung zur Gruppenstellung der Einzelorgane innerhalb der Reihen geltend. Bei Teleostiern finden sich an den gleichen Stellen größere plattenförmige, in die Schleimkanäle eingesenkte Organe; außerdem aber Endknospen oder Endhügel über die ganze Körperoberfläche verbreitet; am Kopfe in diffuser Vertheilung oder in kleineren Gruppen angeordnet; am Rumpfe in bestimmter topographischer Beziehung zu den Schuppen. Bei Perennibranchiaten und Larven von Caducibranchiaten sind die Sinnesorgane (Endhügel) auf die Reihen am Kopfe und die Reihen an den Seitenlinien beschränkt; dabei macht sich vielfach innerhalb dieser Reihen eine lineare Gruppenstellung bemerkbar, die durch eine Theilung der Einzelorgane entsteht. Die Gruppenstellung ist hier, wie vielfach am Kopfe der Fische, nicht auf Schuppenbildungen beziehbar. Die geringe Ausbreitung der Organe bei den Amphibien wird als ein reducirter Zustand gedeutet. Bei ausgestorbenen Amphibienformen waren vermuthlich die Sinnesorgane gleichmäßig über die ganze Körperoberfläche verbreitet, wobei bei beschuppten Formen die topographische Beziehung derselben zu den Schuppen als wahrscheinlich zugegeben wird. Bei landlebenden Amphibien bleiben die Organe in einzelnen Fällen erhalten (Dactylethra, Triton, Pleurodeles), sie rücken hier in die Tiefe, die Organe selbst erfahren durch die Verhornung der Deckzellen charak-

teristische Veränderungen; außerdem tritt das Corium zu ihnen in enge Beziehung (Follikel, Papille); solche Tieflagerung der Organe kommt auch bei Perennibranchiaten vor. Ein Zugrundegehen und Neubildung von Sinnesorganen wurde bei Cryptobranchus, und — in periodischer Wiederkehr — bei Triton nachgewiesen. Der Ersatz der eliminirten Organe erfolgt durch Theilung erhalten gebliebener. Bei manchen Formen gehen die Organe nach der Metamorphose gänzlich zu Grunde (Salamandra), oder sie geben den Anlass zur Entstehung anderer Gebilde.

Organe, die sich an der Stelle ausgestoßener Sinnesorgane entwickeln, sind bei Cyprinoiden die Perlorgane. Unter den Hautsinnesorganen bestehen häufig stärker entwickelte Blutgefäße, außerdem ist die Epidermis selbst durch die stärkere Entwicklung der epidermoidalen sensiblen Nerven reizbarer; unter diesen Umständen erklärt sich die lebhafte Zellwucherung, die im Anschluss an die Elimination des Sinnesorgans auftreten kann. Zur Zeit der Brunst entsteht an diesen Stellen der Hornkegel (Cyprinoiden). In ähnlicher Weise können bei Anuren (Rana, Bufo) an Stelle der bei der Metamorphose eliminirten Sinnesorgane sogen. Tastflecken entstehen, die wesentlich auch als eine lokale Wucherung der Epidermiszellen mit — allerdings schnell zurücktretender — stärkerer, oberflächlicher Hornbildung charakterisirt sind. Epidermiszellen aus der Umgebung des Sinnesorgans können bei der Ausstoßung desselben sich aus dem Verbande der Oberhaut lösen, um zur Bildung eines (unechten) Tastkörperchens in die Tiefe zu rücken. Bei Knochenfischen sowohl, als bei den Anuren erhalten diese Organe einen gewissen Grad von Selbständigkeit. Mit den Perlorganen der Teleostier und den Tastflecken der Amphibien werden die Tastflecken der Reptilien in Verband gebracht. Diese sind bei vielen Reptilien auf den Schuppen in verschiedener, häufig symmetrischer Weise angeordnet. In der Entwicklung dieser Gebilde ergiebt sich in so fern ein Unterschied gegen die Amphibien, als Endhügel bei den Reptilien nicht mehr bestehen; die Anlagen der Organe treten daher von vorn herein selbständig auf. Die Sinneszellen bleiben im Bereiche des Tastfleckes zunächst im Verbande mit der Epidermis (Hatteria, Saurierembryonen), aber sie lösen sich weiterhin von den letzteren ab und rücken als echtes Tastkörperchen in die Tiefe. Dieses liegt dann unter der modificirten Epidermis in einer papillenförmigen Erhebung des Corium. Mit diesen, in primitiven Zuständen symmetrisch auf der Schuppe angeordneten Tastflecken der Reptilien wird die Bildung der Hornstrahlen der Vogelfeder in genetischen Verband gebracht.

Endhügel, wie sie sich in der Haut der recenten Amphibien finden, bilden die anatomische Grundlage, auf der sich die Haare der Säugethiere entwickelt haben: wiederholt wird betont, dass die jetzt lebenden Formen, bei der hier bestehenden Einschränkung der Hautsinnesorgane in ihrer Verbreitung über die Körperoberfläche, nicht als Ausgangspunkt gedient haben können. Der Anschluss wird vielmehr bei fossilen — vielleicht den Stegocephalen nahe stehenden — Formen gesucht, von denen vermuthet wird, dass ihnen über den ganzen Körper verbreitete Endhügel zukommen, eine Annahme, die im Hinblick auf die bei Teleostiern bestehenden Verhältnisse durchaus berechtigt erscheint. Damit werden die Schwierigkeiten weggeräumt, die sich der früheren Auffassung Maurer's von der Entstehung des Haarkleides entgegenstellten. Wenn auch nicht undenkbar, so war es doch jedenfalls schwierig, sich vorzustellen, wie das über die ganze Körperoberfläche verbreitete Haarkleid sich von den Sinnesorganreihen der recenten Amphibien ableite; besonders wenn man die Stellung der Haare in alternirenden Gruppen in Betracht zog, wie sie durch de Meijere

als allgemein verbreitet nachgewiesen wurden. Gerade diese Lücke war es, wie ich glaube, in erster Linie, die DE MEIJERE und M. WEBER zu ihrer skeptischen Stellungsnahme gegen die frühere Auffassung MAURER's veranlassten. Über die phyletische Entstehung der Haare selbst äußern die genannten Autoren nur mit aller Reserve ausgesprochene Vermuthungen und ziehen neben der Hypothese MAURER's auch noch die Möglichkeit in Betracht, dass die Haare direkt aus Schuppen oder als Anhangsgebilde von solchen entstanden seien. Ausdrücklich lassen sie die Entscheidung dieser Frage offen; trotz des imposanten Materials, das J. DE MEIJERE untersuchte, gesteht derselbe doch am Schlusse seiner Untersuchung zu, dass er durch seine über die Haaranordnung gewonnenen Ergebnisse in die Phylogenie des Haares als Einzelorgan nicht tiefer einzudringen vermochte. Demnach erscheint es mir nicht gerechtfertigt, M. WEBER und J. DE MEIJERE, wie Verfasser an verschiedenen Stellen thut, als Vertreter der Auffassung zu citiren, dass das Haar aus der Reptilienschuppe hervorgegangen sei. — Durch die Annahme, dass bei den amphibien-ähnlichen Vorfahren der Säugethiere eine gleichmäßige Verbreitung der Sinnesorgane über die Körperoberfläche bestanden habe, fällt jene Schwierigkeit für die Auffassung der Genese des Haarkleides weg. Durchaus verständlich erscheint nun der Vorgang der Umbildung der Endknospen in die Haare. An den tiefliegenden Endknospen, wie sie etwa Triton während des Landaufenthaltes zeigt, gehen durch den dauernden Einfluss des Landlebens die specifischen Sinneszellen zu Grunde, der specifische Nerv oblitterirt. Die bereits stark verhornten Deckzellen wuchern und lassen den Haarschaft hervorgehen, der die Reste der specifischen Zellen, das Haarmark, umschließt. In der Umgebung des Endhügels fand sich bereits eine stärkere Entfaltung sensibler Hautnerven. Diese bleiben bei dem Umbildungsvorgange erhalten; das specifische Sinnesorgan geht zu Grunde, aber im Anschluss daran entsteht ein Organ des allgemeinen Hautsinnes, das sich nun in vorgezeichneter Richtung weiter entfalten und mit seiner Ausgestaltung in den Dienst anderer Funktionen (Wärmeregulirung) treten kann.

In der Stellung der Haare in alternirenden Gruppen kann ein Hinweis darauf enthalten sein, dass die Vorfahren der Säugethiere ein Schuppenkleid besessen haben. Treten doch allenthalben bei recenten beschuppten Formen die Epidermoidalorgane in topographische Beziehung zu den Schuppen; so die Sinnes- und Perlorgane der Knochenfische, die Schenkelporen der Eidechsen, die Tastflecken der Reptilien. Nach Reduktion der Schuppen kann sehr wohl in der Haarstellung die topographische Beziehung zu jenen erhalten bleiben. Der Anschluss ist hierbei bei beschuppten fossilen Amphibien zu suchen, bei denen für die über die ganze Körperoberfläche verbreiteten Sinnesorgane sehr wohl eine topographische Beziehung zu den Schuppen angenommen werden darf. Die ontogenetische Entwicklung des Haarkleides am Rumpfe bestätigt diese Auffassung allerdings nicht. Gruppenbildungen an sich treten jedenfalls auch unabhängig von Schuppenbildungen auf; sie sind in der Vermehrungsweise der Haaranlagen bedingt. Die Haare jeder Gruppe gehen aus einer Anlage durch Seitensprossungen des Follikels hervor. Ferner zeigen sich die typischen Reihen der Tasthaare am Kopfe vom Verlaufe der entsprechenden Hautnervenäste abhängig. Auch in dieser Hinsicht springt die enge Verwandtschaft der Haare mit den Sinnesorganen der niederen Wirbelthiere in die Augen; Reihenbildungen der Endhügel, die den sensiblen Nerven am Kopfe und dem R. lateralis vagi am Rumpfe folgen; Gruppenstellung der Einzelorgane in diesen Reihen, bedingt durch Theilungen der Endhügel. In diesen Fällen und eben so am Kopfe der

Teleostier entsteht die Gruppenstellung unabhängig von Schuppenbildungen; während andererseits die topographische Beziehung der Sinnesorgangruppen zu Schuppen in aller Schärfe am Rumpfe der Knochenfische zum Ausdruck kommt. Es sind demnach verschiedene Faktoren, die auf die Anordnung der Haare auf der Körperoberfläche von Einfluss gewesen sind. — Die typischen Reihenbildungen der Sinushaare des Kopfes, sowie die Besonderheiten in ihrer ontogenetischen Entwicklung, veranlassen die Vergleichung derselben mit den gleichfalls in typischen, dem Hautnervenverlaufe folgenden Reihen der Hautsinnesorgane am Kopf der Amphibien.

Den Schwerpunkt legt Verfasser bei der Vergleichung des Haares mit anderen Epidermoidalorganen auch hier wieder mit Recht auf den Bau und die Entwicklung des Einzelorgans. Die Ableitung des Haares von den Endhügeln in der Amphibienhaut wird durch die bis in das Detail durchgeführte kritische Vergleichung — wie mir scheinen will — in einwandsfreier Weise begründet. Aber auf der anderen Seite wird auch der Nachweis gebracht, dass kein anderes der mannigfachen Integumentalorgane, wie sie in der Wirbelthierreihe auftreten, als Vorläufer des Haares in Anspruch genommen werden kann. Unter eingehendster Berücksichtigung aller einschlägigen Momente, wie sie sich aus dem Bau, der Vertheilung auf der Körperoberfläche und der Entwicklung ergeben, werden Schuppen, Federn, Zahnbildungen, Perlorgane, Tastflecken der Amphibien und Reptilien, Schenkelorgane der Eidechsen zur Vergleichung herangezogen, die Punkte der Übereinstimmung wie die Verschiedenheiten mit aller Schärfe hervorgehoben und kritisch beleuchtet. So wird gewissermaßen auch per exclusionem der Nachweis geliefert, dass die Endhügel der Amphibien die einzigen Organe sind, die die Vorläufer der Haare haben abgeben können. Die Lehre von der Ableitung der Haare von den Endhügeln der Amphibien und die Lehre von der Genese des Haarkleides der Säugethiere überhaupt erhält so den Werth einer fest und sicher begründeten Theorie.

Bei der Vergleichung der Hautdrüsen der Wirbelthierreihe kommt Verfasser zu den folgenden Resultaten:

Bei Reptilien und Vögeln fehlen Hautdrüsen gänzlich; die Bürzeldrüse der letzteren ist eine Bildung sui generis. Im Drüsenreichthum des Integuments schließen die Säugethiere gleichfalls enger an die Amphibien an. Die Schweißdrüsen der ersteren werden auf die Hautdrüsen der Amphibien bezogen. Die Beweisführung stützt sich hauptsächlich auf das Bestehen glatter Muskelzellen zwischen Drüsenzellen und Basalmembran bei beiden Drüsenformen; wie die Hautdrüsen der Amphibien vielfach den Sinnesknospen angeschlossen sind, so finden sich die Schweißdrüsen sehr häufig (nach DE MAIJERE fast immer) in Verbindung mit den Haarfollikeln. Dagegen werden die Talgdrüsen als Bildungen aufgefasst, die den Säugethieren eigenthümlich, und die als Hilfsapparate für die Haare entstanden sind.

Breit ist die Basis, auf der Verfasser seine Untersuchungen ausführt und mannigfach und vielseitig sind die Ergebnisse, zu denen er gelangt. Alles in Allem legt auch diese Arbeit ein glänzendes Zeugnis ab für den Werth der vergleichenden Methode, die unter strengster Kritik und unter Berücksichtigung aller Instanzen gehandhabt, die gesuchte Erkenntnis nicht vorenthält.

O. Seydel (Amsterdam).

Über Variabilität und Wachsthum des embryonalen Körpers.

Von

Dr. Alfred Fischel,

Prosektor am anatomischen Institute der deutschen Universität in Prag.

Mit Tafel X und 10 Figuren im Text.

Messende Untersuchungen an Keimscheiben zum Zwecke der Feststellung der Art des Wachsthums des embryonalen Körpers, sowie seiner einzelnen Theile sind bisher in zusammenfassender Weise nicht angestellt worden. Zwar finden sich in vielen embryologischen Arbeiten, insbesondere in solchen, welche sich mit den ersten Entwicklungsvorgängen beschäftigen, zahlreiche Maßangaben; allein diese sind selten systematisch und mit Rücksicht auf bestimmte Zwecke mitgetheilt, sie werden vielmehr meist nur als eine protokollarisch notirte Beschreibung dem mikroskopischen Befunde als Einleitung und allgemeine Orientirung vorausgesandt oder einfach dem Schlusse der Beschreibung beigefügt. — Einzelne Maßangaben sind in den Arbeiten von His enthalten. So theilt His in der »Ersten Entwicklung des Hühnchens im Ei« Messungen mit, die er an sechs Embryonen von 6—10 Urwirbeln vorgenommen; dies geschah jedoch nur, um die gefundenen Werthe mit den gleichsinnigen beim erwachsenen Thiere zu vergleichen; in »Unsere Körperform etc.« finden sich Messungen über die Dicke der Keimblätter, über die Breite des Vorderkopfes, des ersten Urwirbels u. A. m. Geschlossen wird aus diesen Messungen auf ein Vorauseilen des Gehirns gegenüber dem Rumpfe im Längenwachsthum; »dass das absolute Längenwachsthum in der ersten Zeit am geringsten ist und später etwas zunimmt, während vom relativen das Umgekehrte zu gelten scheint«. Weitere Messungen sind in den »Neuen Untersuchungen über die Bildung

des Hühnerembryo« angegeben. Die Resultate derselben sind zusammengefasst in den Sätzen: »Die Flächenausdehnung der hinteren Hälfte erfolgt rascher als die der vorderen«; »das Längenwachsthum des Kopfes ist absolut und relativ bedeutender am dritten als am zweiten Tage«; »gegen dieses erhebliche Längenwachsthum des Kopfes sticht das sehr geringe des gegliederten Rumpfes auffallend ab«. — Ähnliche Angaben finden sich in der Arbeit: »Über die Bildung der Haifischembryonen«.

Diese wenigen Sätze sind nicht geeignet — und dies ist übrigens auch nicht versucht worden — uns bestimmte Aufschlüsse einerseits über das absolute Wachsthum des embryonalen Körpers und seiner Theilstrecken in den verschiedenen Altersstufen, andererseits über die relativen Beziehungen zwischen den einzelnen Entwicklungsepochen zu geben.

Eine hierauf gerichtete Untersuchung muss sehr vielen Bedingungen gerecht werden, wenn die gefundenen Werthe Anspruch darauf erheben sollen, der Wahrheit möglichst nahe zu kommen. Die erste dieser Bedingungen ist möglichste Gleichheit des untersuchten Materials; ferner möglichst zahlreiche Messungen von Embryonen derselben Altersstufe, um die häufigen individuellen Variationen durch Gewinnung von Mittelzahlen auszugleichen; weiter vollständig gleichartige Behandlung der Embryonen, um die verschiedene Einwirkung, die ungleiche Fixirungsarten ausüben, zu beseitigen; endlich eine genaue Messung von nur gut ausgeprägten Punkten aus. Nur auf diesem Wege kann man hoffen, mit einiger Sicherheit Schlüsse über das so komplicirte Problem des Wachsthums des Embryo, so weit sich dasselbe durch Messung feststellen lässt, zu gewinnen. Selbstverständlich müsste ferner die Untersuchung sich auf die Messung aller Dimensionen im Raume erstrecken.

Im Nachfolgenden sind an einer größeren Reihe von Embryonen Messungen in Bezug auf das Verhalten der Längendimension und des Längenwachsthums ausgeführt worden und es fragt sich zunächst, in wie fern hierbei den früher erwähnten Forderungen Genüge geleistet wurde.

Was die erstere Bedingung betrifft, so sind die nachfolgenden Messungen sämmtlich an Embryonen der Hausente ausgeführt; und zwar stammten die Eier von einer und derselben kleinen Anzahl von Enten, die keine auffallenden Variationen, insbesondere in der Größe, aufwiesen. — Ein wichtiger Faktor für ein möglichst gleichartiges Material ist ferner die Art der Gewinnung der Embryonen: Ob durch

Brutofen oder durch natürliche Bebrütung. Sämmtliche Embryonen sind durch natürliche Bebrütung gewonnen worden, die stets in demselben Raume und unter gleichen Verhältnissen erfolgte. — Da es ferner bekannt ist, dass die Jahreszeit (oder die Temperatur) einen großen Einfluss auf die Entwicklung besitzt, indem Sommer- und Herbsteier sich verschieden rasch entwickeln, theile ich mit, dass die untersuchten Embryonen sämmtlich von Sommereiern (Mitte Mai — Anfang Juli) stammten. Ein Einwurf in dieser Richtung wäre übrigens dem Nachfolgenden gegenüber nur dann berechtigt, wenn man annehmen wollte, dass Sommer- und Herbsteier sich nicht nur verschieden rasch, sondern auch verschieden in Bezug auf das Verhältnis der einzelnen Theile zu einander entwickeln. — Sämmtliche Embryonen sind ferner in ganz gleicher Weise fixirt und gehärtet worden und zwar durch Einlegung in Sublimat-Platinchlorid, Auswaschen in Wasser, allmähliche Härtung mit Alkohol. Behufs Aufhellung wurden die Embryonen stets in Nelkenöl gegeben. — Was die Anzahl der untersuchten Embryonen betrifft, so beträgt dieselbe, laut der beigegebenen großen Tabelle (Tabelle 1) 101; der Entwicklung nach sind dies Embryonen von einem Stadium, bei dem der erste Urwirbel sich eben abzuschnüren im Begriffe ist, bis zum Stadium mit 20 Urwirbeln. Da von dem letzterem, sowie von dem mit 18 Urwirbeln nur je ein Embryo zur Verfügung stand, so vertheilen sich die restlichen 102 Embryonen auf die übrigen Stadien; wenn naturgemäß auch nicht für jedes eine genügend große und möglichst den anderen gleiche Anzahl von Embryonen gewonnen werden konnte, so konnten doch von den meisten Stadien vier bis fünf, von manchen bis neun Embryonen gemessen werden. Dieser Umstand ist von besonderem Werthe. Da, wie gezeigt werden wird, die individuellen Variationen von Embryonen gleicher Urwirbelzahl sehr bedeutende sind, so haben Maßbestimmungen des Wachsthums nur dann einen Werth, wenn sie aus Mittelzahlen einer möglichst großen Bestimmungsreihe gewonnen werden. Dies war auch der Grund, warum die Bestimmungen nur bis zum Stadium von 20 Urwirbeln ausgeführt wurden: Da mir von diesem Stadium an keine so große Anzahl von Embryonen gleicher Entwicklungsstufe zur Verfügung stand, um mit Mittelzahlen rechnen zu können, sah ich lieber von der weiteren Untersuchung gänzlich ab, so interessant es auch gewesen wäre gerade von diesem Stadium ab zu untersuchen, in dem sich der Embryo stärker zu erheben und zu krümmen beginnt.

Einer Rechtfertigung, dass die Charakterisirung der Embryonen

durch die Angabe der Urwirbelzahl und nicht der Länge der Brutzeit geschah, bedarf es wohl nicht: Es ist längst bekannt, dass zwischen der Brutzeit und der Entwicklung des Embryo kein festes Verhältnis besteht. Ich muss aber auch hervorheben, dass die Charakterisirung eines Stadiums durch die Angabe der Urwirbelzahl durchaus keine feste und streng begrenzte ist. Sehr oft zeigen Embryonen gleicher Urwirbelzahl Variationen im äußeren Aussehen. Ohne erst das äußerst verschiedene Verhalten des hinteren Körperendes zu erwähnen, berichte ich nur, dass z. B. das Verhalten des Medullarrohres, sowohl, was seine Ausdehnung, seinen Schluss, die Ausbildung seines Gehirnabschnittes und insbesondere der Augenblasen betrifft, bei Embryonen derselben Urwirbelzahl ziemlich beträchtliche Unterschiede aufweist; Gleiches gilt von der Entwicklung des Herzens und des Vorderdarmes[1]. Im Allgemeinen ist die Charakterisirung eines Stadiums durch die Angabe der Urwirbelanzahl noch die zuverlässigste.

Nach der Aufhellung in Nelkenöl wurden die Embryonen bei 27, beziehungsweise 30facher Vergrößerung gezeichnet und hierauf gemessen. Die gefundenen Werthe wurden sämmtlich auf die 30fache Vergrößerung umgerechnet, so dass sich alle Maßangaben auf diese Vergrößerung beziehen. Von einer Umrechnung auf die wirklichen (30mal kleineren) Werthe wurde desshalb Umgang genommen, weil es vorwiegend auf Verhältniszahlen ankommt, bei welchen es bequemer und deutlicher ist mit ganzen Zahlen statt mit kleinsten Brüchen zu rechnen.

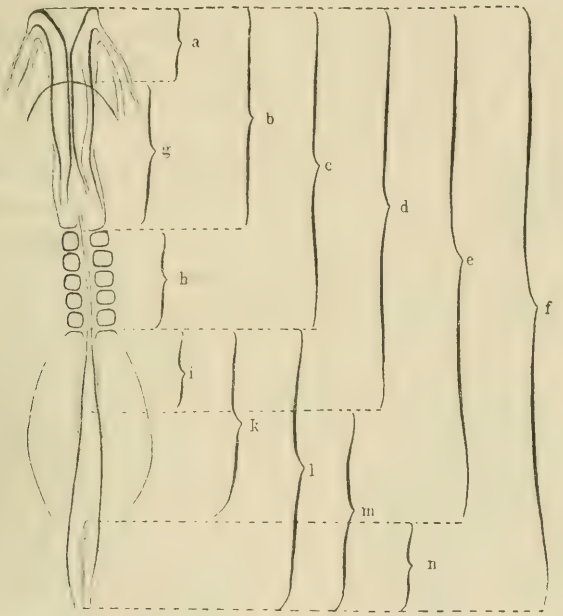
Die genommenen Maße sind aus der Textfig. 1 ersichtlich. Es wurde der Körper des Embryo in eine Anzahl gut abgegrenzter Strecken eingetheilt. Sämmtliche Maße sind ferner genau in der Mittellinie und zwar in den Stadien bis ungefähr 16 Urwirbeln mit dem Zirkel, von da ab — wegen der beginnenden Krümmung des Embryo — mit dem Bandmaße abgenommen. Es entspricht nun die Länge *a* der Entfernung des vorderen Körperendes von der vorderen Darmpforte; *b* der Entfernung desselben Punktes von dem hinteren Rande des vordersten in Bildung begriffenen Urwirbels; *c* der Strecke bis zum hinteren Rande des letzten (vollständig entwickelten) Ur-

[1] Da diesen Variationen gewiss noch eine größere Anzahl weiterer auf dem Wege der mikroskopischen Untersuchung sich anreihen ließe — wie schon aus der jüngsten Zusammenstellung Mehnert's (17) hervorgeht — so müsste die Aufstellung von Normentafeln im Sinne Keibel's (14) alle diese Variationen möglichst berücksichtigen.

wirbels; *d* der Entfernung bis zum »Endwulst« oder vorderen Ende des Primitivstreifs; *e* dem Abstande zwischen vorderem Körperende und vorderem Ende der Primitivrinne; endlich *f* der ganzen Länge des Embryo[1].

Durch die Differenz zwischen je zwei dieser Strecken wurde der Körper des Embryo wiederum in gewisse Bezirke getheilt, die mit einander verglichen werden können. So ist *g* (= *b*—*a*) gleich der Entfernung der vorderen Darmpforte von dem hinteren Rande

Fig. 1.



des ersten in Bildung begriffenen Urwirbels; *h* (= *c*—*b*) entspricht der Länge des von den Urwirbeln eingenommenen Körperabschnittes — Urwirbelgebiet (His); von dem hinteren Ende des letzteren aus wurden drei Maße genommen und zwar *i* (= *d*—*c*), gleich der Strecke bis zum vorderen Ende des Primitivstreifs; *k* (= *e*—*c*), gleich dem

[1] Von einigen Autoren wird als »Embryo« stets nur der entwickelte und gegliederte Theil des Keimes bezeichnet; seine hintere Grenze sind dann das hintere Ende der Medullarrinne beziehungsweise des Medullarrohres; da diese Grenze naturgemäß keine feste ist, für Messungen aber feste Punkte nothwendig sind; ferner der Primitivstreif doch auch zur Bildung des Embryo aufgebraucht wird, ist es wohl zweckmäßiger, als Embryo den ganzen Keimbezirk vom vorderen Körperende bis zum hinteren Ende des Primitivstreifs anzunehmen.

Abstande bis zum vorderen Ende der Primitivrinne; $l\ (= f—c)$, gleich dem Abstande bis zum hinteren Körperende. Das Maß m endlich entspricht der Länge des Primitivstreifs, n der der Primitivrinne.

Die Einzelwerthe für diese Strecken sind in der Übersichtstabelle niedergelegt; es wurden außerdem auf Grundlage dieser Zahlen der leichteren Übersichtlichkeit halber Tabellen angelegt und zwar in der Art, dass die Zahlenwerthe der einzelnen Strecken als Ordinaten über einer also ø angenommenen Abscisse eingetragen wurden. Jede einzelne Ordinate entspricht dann dem betreffenden Werthe bei je einem Embryo. Von diesen Tabellen sind nur einige — um bedeutendere Kosten zu vermeiden — in die Arbeit selbst aufgenommen worden. Ich bemerke, dass auf denselben die unter je eine Gruppe von Ordinaten gesetzte (arabische) Ziffer die Zahl der dieser Embryonengruppe zukommenden Urwirbel, die Ziffer I, sowohl auf den Tabellen als im Texte »Embryonen mit dem ersten Urwirbel in Bildung« bezeichnet. — Die Zählung der Urwirbel bezieht sich stets auf die vollständig abgeschnürten und daher voll entwickelten Somiten. Wenn es vielleicht auch richtiger gewesen wäre, als einen Embryo von z. B. zehn Urwirbeln einen solchen anzusehen, der neun (und nicht, wie dies hier geschehen ist, zehn) abgeschnürte Urwirbel besitzt, da ja vor dem ersten abgeschnürten Urwirbel noch ein Somit sich befindet, das allerdings nach vorn mit dem Mesoderm des Kopfes in Zusammenhang steht, so wurde davon desshalb Abstand genommen, weil auch das Urwirbelgebiet für sich gemessen und in diesem (durch Division desselben durch die Zahl der Urwirbel) das ungefähre, je einem Somit entsprechende Gebiet bestimmt wurde: Man hätte dann z. B. von einem Stadium mit zehn Urwirbeln im Urwirbelgebiet nur neun bei der Rechnung annehmen müssen etc.

Indem ich zur Besprechung der gewonnenen Resultate übergehe, bemerke ich, dass dieselben eine Theilung des Stoffes in drei Abtheilungen nöthig machten. In der ersten werden die individuellen Variationen sowohl der Gesammt- als auch der Länge der einzelnen Strecken, in der zweiten (aus Mittelzahlen) das Fortschreiten des Längenwachsthums während der Entwicklung und in der dritten eine Reihe hieraus sich ergebender Folgerungen über das Wachsthum besprochen. — Dieser Besprechung ist zur Orientirung eine Übersichtstabelle (Tabelle 1) über die gefundenen Werthe vorausgesandt.

Tabelle 1.

Stadium	1. Urwirbel in Bildung			1 Urwirbel					2 Urwirbel					3 Urwirbel								4 Urwirbel				
Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
a								5,5	8,8	6	7	5,5	7,5	16,5	10	8	12	ø	15,5	10	9	10	10	15,5	17	10	20
b	18,8	33,3	25,5	26	26	28,8	27,7	33,3	32,5	31	35	35	39	38	26	32	36	42	37,5	43	38	45,5	34,5	35,5	33	37,5	44,4
c	18,8	33,3	25,5	30	30	32,2	31	36,6	40	36	42	42	45,5	48	34	39	46	53	47	52	48	62	45,5	46,5	47	52	60
d	23 3	43,3	35,5	39	36	50		48,8		41	65	52	58,5	63	50	47		69	63	68	55	75,5		60	60		77,5
e	23,3	75,5	35,5	39	66	64,4	64	81	50	68	65	52,2	76,5	63	67	84	86	91	63	92,5	81			81	78	96,5	92
f	71,1	83,3	84,4	78	81	82,2	91	106,6	84,5	86	87,5	103,5	112	78	80	91	99	101	104	111	116	118,5	83,3	90	92	112,2	117,5
g								27,8	25,7	25	28	29,5	31,5	21,5	16	24	24		22	33	29	35,5	24,5	20	16	27,5	24,4
h				4	4	3,4	3,3	3,3	7,5	5	7	7	6,5	10	8	7	10	11	10	9	10	16,5	11	11	14	14,5	15,6
									(3,5)	(2,5)	(3,5)	(3,5)	(3,2)	(3,3)	(2,6)	(2,3)	(3,3)	(3,6)	(3,3)	(3)	(3,3)	(3,5)	(2,7)	(2,7)	(3,5)	(3,6)	(3,9)
i	5,5	10	5,5	9	6	17,8		12,2		8	23	10	13	15	16	8		16	16	16	7	13,5		13,5	13		17,5
k	5,5	12,2	10	9	36	32,2	33	44,4	10	32	23	12,2	31	15	33	45	40	38	16	40,5	33			34,5	31	44,5	32
l	52,3	50	58,9	48	51	50	60	70	44,5	50	45,5	61,5	66,5	30	46	52	53	48	57	59	68	56,5	37,8	43,5	45	60,2	57,5
m	47,8	40	48,9	39	45	32,2		57,8	34,5	42	22,5	51,3	53,5	15	30	44		32	41	43	61	43		30	32		40
n	47,8	7,8	48,9	39	15	17,8	17 +10 P.-streif	25,6	34,5	18	22,5	51,3	35,5	15	13	7	13	10	41	18,5	35			9	14	15,7	25.5

Stadium	5 Urwirbel					6 Urwirbel									7 Urwirbel							8 Urwirbel					
Nr.	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53
a		25	22	15,5	21	31	29	30	31	31	24	26	32	27		29	32	34	32	27,5	37	28,5	31	42	31	47,5
b	32	45	41	45,5	43	44	41	41	44	45	44	39	42,5	44		40	38,5	47,5	42	43	41,5	41	40	44	42	53
c	46	64	58	63	61	64	61	61	64	66	66	63	60	67		59	66,5	76	66,5	66,5	71	66,5	68,5	75,5	71	85,5
d	54		74	81	76	87,5	79			84	78	82	78,5			86	91	91	98,8	82	98	82	88		95,5	
e	75	90	98	100	96		104	90	100		102	97	90	95			91	98	98,8	97,5		96.5	98	98,5	106,5	
f	95	111	116	118,8	119	103	107	107,5	108,5	110	112	117	117,5	124		109	110	110	113	114,5	102	110	113	122	122	124,4
g		20	19	30	22	13	12	11	13	14	20	13	10,5	17	10	11	6,5	13,5	10	15,5	4,5	12.5	9	2	11	5,5
h	14	19	17	17,5	18	20	20	20	20	19	22	26	17,5	23	31	19	28,5	28,5	24,5	23,5	29,5	25,5	28,5	31,5	29	32,5
	(2,8)	(3,6)	(3,4)	(3,5)	(3,6)	(3,3)	(3,3)	(3,3)	(3,3)	(3,1)	(3,6)	(4,3)	(2,9)	(3,8)	(4,4)	(2,8)	(4)	(4)	(3.5)	(3,3)	(3,6)	(3,1)	(3,5)	(3,9)	(3,6)	(4)
i	8		16	18	15	23,5	18			18	12	19	18,5			27	24,5	15	33,3	15,5	27	15,5	19,5		24,5	
k	29	26	40	37	35		43	29	36	36	34	30	28		40		21,5	15	33,3	31		30	27,5	23	35,5	
l	49	47	58	55,8	58	39	46	46,5	44,5	44	46	54	57,5	57	52	50	43,5	34	46,5	48	31	43.5	44.5	46,5	51	38,9
m	41		42	37,8	43	15,5	28			26	34	35	39		12	23	19	19	15	32,5	4	28	25		26,5	
n	20	21	28	18,8	23	15,5	3	17,5	8,5		10	20	27,5	29			19	19		17		13,5	15	23,5	15,5	

Länge der Strecke

Tabelle 1 (Fortsetzung).

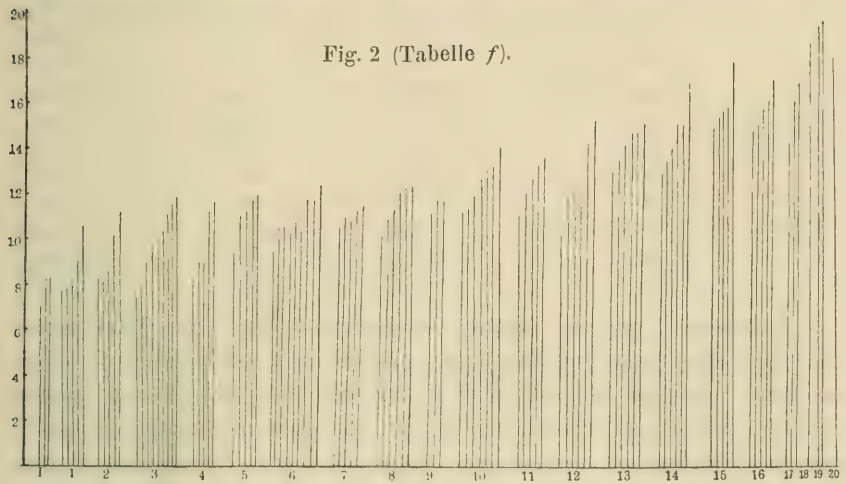
Stadium	9 Urwirbel			10 Urwirbel							11 Urwirbel					12 Urwirbel						13 Urwirbel					
Nr.	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
Länge der Strecke a	28,5	35	35,5	37	41	36,5	42	45,5	36,5	42	41	43	40	46,5	43	41	44	42	43	44	48,5	46,5	48,5	50	51	52	50,5
b	36,5	39	38,5	41	42	38,5	46,5	45,5	37,5	45,5	41	43,5	42	45,5	46,5	41	36,5	38,5	38,5	42	48	42	46,5	42	48,5	45,5	52
c	66,5	65	68,5	71	74	70	76,5	81	71	81	78	81	77,5	83	82	74	78,5	77,5	77,5	87,5	93	86,5	86,5	91	91	94	90
d	97,5	102	98,5	96	108,5	97,5	110	113	98,5	123	97,5	91	110	114	116,6		110	111	111	124	133	120		128,5	135,5	130	131
e	107	102	98,5	107	108,5	97,5			98,5	123	110	107	110		126,5		110	111	111								
f	113	117	118,5	112	113	118,5	126,5	130	132	140	113	120	127,5	132,5	135,5	106	118,5	127	122	142	151	131	134,4	141	146,5	146,5	150
g	8	4	3	4	1	2	1,5	ø	1	3,5	ø	0,5	2	− 1	3,5	ø	− 7,5	− 3,5	− 4,5	− 2	− 0,5	− 4,5	− 2	− 8	− 2,5	− 6,5	+ 1,5
h	30	26	30	30	32	31,5	30	35,5	33,5	35,5	37	42,5	35,5	37,5	35,5	33	42	40	39	45,5	45	44,5	40	49	42,5	48,5	38
	(3,3)	(2,8)	(3,3)	(3)	(3,2)	(3,1)	(3)	(3,5)	(3,3)	(3,5)	(3,3)	(3,6)	(3,2)	(3,4)	(3,2)	(2,7)	(3,5)	(3,3)	(3,2)	(3,7)	(3,7)	(3,4)	(3,6)	(3,7)	(3,2)	(3,4)	(2,9)
i	31	37	30	25	34,5	27,5	33,5	32	27,5	42	19,5	10	32,5	31	34,6		31,5	33,5	33,5	36,5	40	33,5		37,5	44,5	36	41
k	31	37	30	..	34,5	27,5			27,5	42	32		32,5		44,5		31,5	33,5	33,5								
l	46,5	52	50	41	39	48,5	50	49	61	59	35	39	50	49,5	53,5	32	40	44,5	44,5	54,5	58	44,5	47,9	50	55,5	52,5	60
m	15,5	15	20	16	4,5	21	16,5	17	33,5	17	15,5	29	17,5	18,5	18,9		8,5	11	11	18	18	11		12,5	11	16,5	19
n	4	15	20	5	4,5	21			33,5	17	3		17,5		9		8,5	11	11								

Stadium	14 Urwirbel						15 Urwirbel						16 Urwirbel					17 Urwirbel			18 Urw.	19 Urw.		20 Urw.
Nr.	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104
Länge der Strecke a	45	46,5	48,5	50	44	52	53	48,5	52	51	51	55,5	48,5	52	55	54	56,5	49	56,5	52	54	66	61	71
b	39	40	41	44	37,5	45,5	46,5	43,5	41	41	43	45,5	40	37,5	44	40	41	40	43	37,5	42	52	52	43
c	80	88	87,5	97,5	82	94	100	90	101	98,5	100	105,5	91	97,5	103	97,5	107,5	91	105,5	101	122	135	133	134
d	113,5	125	121	110	120	147,5		125,5	145,5	140	138	152	134,4	142	147	140	153	123		146,5	169	176	170	161
e						160	136,5																	
f	133	135	140	151	151	168,5		151	154,5	157,5	159	177,5	150	151	157	161	170	142	164	168,5	186	193	195	180
g	− 6	− 6,5	− 4,5	− 6	− 6,5	− 6,5	− 6,5	− 5	− 11	− 10	− 8	− 10	− 8,5	−13,5	− 11	− 14	−12,5	− 9	−13,8	−14,5	− 12	− 14	− 9	− 31
h	41	18	43,5	53,5	45,5	48,5	53,5	46,5	60	54,5	57	60	54	46,5	59	57,5	63,5	51	62,5	66,5	68	69	75	91
	(2,9)	(3,4)	(3,1)	(3,8)	(3,2)	(3,5)	(3,5)	(3,1)	(4)	(3,6)	(3,8)	(4)	(3,3)	(2,9)	(3,6)	(3,3)	(3,9)	(3)	(3,6)	(3,9)	(3,8)	(3,6)	(3,9)	(4,5)
i	33,5	37	33,5	12,5	38	53,5		35,5	44,5	44,5	38	45,5	40,5	44,5	44	42,5	45,5	32		42,5	47	41	34	30
k						60																		
l	53	17	52,5	53,5	69	74,5		61	53,5	59	59	72	56	53,5	54	63,5	62,5	51	58,8	64,5	64	58	59	46
m	19,5	10	19	41	31	21		15,5	9	17,5	21	15,5	15,6	9	10	21	17	19	56,5	22	17	25	17	16
n						8,5																		

I. Die individuellen Variationen.

Ich bespreche zunächst die ganze Länge des Embryo und zwar desshalb, weil man bei der Besprechung der einzelnen Theilstrecken des embryonalen Körpers auf die eventuellen Beziehungen der letzteren zur Gesammtlänge Rücksicht nehmen muss. Diese Gesammtlänge entspricht dem Werthe *f* und es sind in der Übersichtstabelle die Embryonen derselben Urwirbelzahl in aufsteigender Anordnung von dem kleinsten zum größten Werthe für *f* eingereiht. Die Tabelle *f* enthält diese Werthe in Ordinaten über einer als Null angenommenen Abscisse und zwar entsprechend einer 15fachen Ver-

Fig. 2 (Tabelle *f*).



größerung ausgedrückt, so dass also 1 mm dieser Ordinaten zwei Millimetern der Übersichtstabelle entspricht[1].

Wirft man einen Blick auf diese Tabelle, so vermag man, besonders wenn man nur die jeweiligen Maxima der Gesammtlänge ins Auge fasst, einen regelmäßigen Anstieg der Ordinaten von Urwirbel zu Urwirbel eigentlich gar nicht wahrzunehmen. Die größten Werthe der Gesammtlängen der Embryonen von einem bis zu zehn Urwirbeln liegen vielmehr in fast gleichen Höhen; erst von da ab

[1] Die im Texte für die einzelnen Tabellen angegebenen Maße der Vergrößerung bezogen sich auf die von mir angefertigten Originaltabellen. Ihre Wiedergabe durch den Druck machte jedoch — behufs Anpassung an die Länge und Breite der Seiten dieser Zeitschrift — eine verschiedene Reduktion (im Allgemeinen auf etwas mehr als die Hälfte) nothwendig. Das Verhältnis der Ordinaten und Kurven zu einander — und auf dieses kommt es ja nur an — blieb dagegen völlig unverändert.

wird der Anstieg ein ziemlich regelmäßiger, ohne jedoch konstant zu sein. — Vergleicht man in der Übersichtstabelle die maximalen und minimalen Werthe der Länge von Embryonen gleicher Urwirbelzahl mit einander, so stellen sich beträchtliche Unterschiede heraus. Es beträgt bei Embryonen

mit dem 1. Urwirbel in Bildung d. Minimum 71, d. Maximum 84,4, daher d. Diff. 13,3;

mit	1	Urwirbel	-	78,	-	106,	- 28;
-	2	Urwirbeln	-	84,	-	112,	- 28;
-	3	-	-	78,	-	118,5,	- 40,5;
-	4	-	-	83,3,	-	117,5,	- 34,2;
-	5	-	-	95,	-	119,	- 24;
-	6	-	-	103,	-	124,	- 21;
-	7	-	-	109,	-	114,5,	- 5,5;
-	8	-	-	102,	-	124,4,	- 22,4;
-	9	-	-	113,	-	118,5,	- 5,5;
-	10	-	-	112,	-	140,	- 28;
-	11	-	-	113,	-	135,5,	- 22,5;
-	12	-	-	106,	-	151,	- 45;
-	13	-	-	131,	-	150,	- 19;
-	14	-	-	133,	-	168,	- 35;
-	15	-	-	151,	-	177,5,	- 26,5;
-	16	-	-	150,	-	170,	- 20;
-	17	-	-	164,	-	168,5,	- 4,5;

Betrachtet man in dieser Zusammenstellung die Differenzen zwischen Maximum und Minimum zunächst nur als absolute Größen, so findet man sie sowohl in den jüngeren als auch in den älteren Stadien bedeutend, wenn auch in den letzteren in einzelnen Stadien geringe Differenzen vorkommen, während in den jüngsten Stadien stets bedeutende Schwankungen zwischen Maximum und Minimum vorhanden sind. Nimmt man jedoch diese Differenzen nicht absolut sondern relativ d. h. in Bezug auf die jeweiligen Längen, so findet man, dass bedeutendere Schwankungen zwischen größter und kleinster Länge von Embryonen gleicher Urwirbelzahl eigentlich nur in den jüngsten Stadien vorhanden sind. Ein Vergleich des Minimums der Gesammtlänge mit der Differenz zwischen Maximum und Minimum derselben ergiebt, dass bei Embryonen mit einem Urwirbel der größte Embryo um mehr als ein Drittel, bei Embryonen mit zwei Urwirbeln um ein Drittel, mit drei Urwirbeln um mehr als die Hälfte, mit vier Urwirbeln um fast die Hälfte, mit fünf Urwirbeln um mehr als ein Viertel größer ist als der kleinste Embryo desselben Stadiums; dass diese Differenz in den weiteren Stadien sehr beträchtlich absinkt, so z. B. bei den Embryonen mit neun Urwirbeln auf $^1/_{20}$, mit siebzehn Urwirbeln auf $^1/_{36}$. Doch finden sich auch bei diesen

älteren Stadien — wenn auch viel seltener — nicht unbedeutende Differenzen, wie dies z. B. bei den gemessenen Embryonen von zwölf Urwirbeln der Fall ist.

Diese Verhältnisse treten sehr deutlich aus der Tabelle auf Taf. X hervor. Hier sind über einer mit 70 mm Höhe (als dem niedrigsten der Längenwerthe) angenommenen Abscisse die Längenwerthe der einzelnen Embryonen durch Punkte markirt und diese letzteren, in so weit sie demselben Stadium entsprechen, durch schwarze Linien verbunden. Durch die gebrochenen Linien sind ferner die Maximal- und die Minimalwerthe der einzelnen Stadien mit einander vereinigt. Man erkennt aus dem Abstande zwischen dieser Maximum- und Minimumlinie deutlich, dass die Differenz zwischen größter und kleinster Länge bei Embryonen gleicher Urwirbelzahl am bedeutendsten ist bei den jüngsten Stadien — besonders bei dem mit drei Urwirbeln; vom Stadium mit sechs Urwirbeln ab ist der Abstand der beiden Linien ein viel geringerer und fast gleichmäßiger; nur zwischen den Stadien mit zehn bis zwölf Urwirbeln wird diese Differenz beträchtlicher: Die Punkte dieser Stadien liegen jedoch an und für sich schon in größerer Höhe als die der jungen Stadien, die relative Differenz ist also eine geringere.

Der Umstand, dass in älteren Stadien bei Embryonen derselben Urwirbelzahl weit geringere Größendifferenzen vorkommen, als in jüngeren Stadien, muss scharf betont werden: Trotzdem hervorgehoben wurde, dass die bebrüteten Eier von Thieren stammten, die keine hervorstechenden Unterschiede in der Größe wahrnehmen ließen, könnte man vielleicht dennoch, und trotz der bedeutenden Differenzen, die verschiedene Größe junger Embryonen durch den Umstand erklären, dass sie zu verschieden großen Thieren sich entwickelt hätten. Wie nun aus der Übersichtstabelle hervorgeht, beträgt die Anzahl der gemessenen Embryonen bis zum Stadium von sechs Urwirbeln — bis zu dem die Differenzen zwischen Maximum und Minimum sehr bedeutende sind — 32, die Anzahl der auf die älteren Stadien entfallenden Embryonen daher 72. Diese Zahl ist wohl hinreichend groß, um — falls der obige Erklärungsversuch richtig ist — ein aus ihm nothwendiger Weise folgendes Verhältnis zeigen zu können: Dass nämlich bedeutende und zwar relativ bedeutende Größendifferenzen sich auch bei Embryonen aller übrigen (älteren) Stadien finden müssten. Dies ist aber durchaus nicht in einem den jüngeren Stadien entsprechenden Grade der Fall. Die absoluten Differenzen

können auch hier ziemlich beträchtliche sein, die relativen dagegen sind viel geringer als in den jungen Stadien.

Um die Differenzen der Größe von Embryonen gleicher Urwirbelzahl zu zeigen, sind in den Figuren 1—8 (Tafel X) acht Embryonen von drei Urwirbeln bei derselben Vergrößerung dargestellt. Abgesehen von der Verschiedenheit der Größe kann man an diesen Embryonen auch Verschiedenheiten in Bezug auf das Verhalten der einzelnen Theile des embryonalen Körpers wahrnehmen. So ist das Medullarrohr verschieden groß und verschieden ausgebildet; die vordere Darmpforte steht in — relativ — verschiedener Höhe; die Urwirbelgrenzen verlaufen bald mehr quer, bald mehr schief; der Abstand zwischen den Urwirbeln ist verschieden groß; Primitivstreif und Primitivrinne zeigen ein verschiedenes Aussehen u. A. m.

Von besonderem Interesse ist ein Vergleich der Größe von Embryonen ungleicher Urwirbelzahl mit einander. Es wurde bereits hervorgehoben, dass man auf der Tabelle *f* — wenigstens bei den jüngsten Stadien — kein allmähliches Ansteigen der Länge mit der Urwirbelzahl wahrnehmen kann. In der That findet man bei einem näheren Vergleiche, dass zwei Embryonen, welche eine sehr verschiedene Zahl von Urwirbeln aufweisen, dennoch die gleiche Länge besitzen können. So kann ein Embryo, bei dem der erste Urwirbel eben in Bildung begriffen ist, größer sein als ein solcher von einem bis vier; ein Embryo von einem Urwirbel größer als solche von zwei bis acht und sogar zwölf Urwirbeln; eben so ein Embryo von zwei oder drei Urwirbeln größer als solche bis zu zwölf Urwirbeln u. s. f.

Je weiter nach aufwärts zu älteren Stadien wir jedoch gehen, desto näher rücken die Stadien, deren Embryonen die gleiche oder nahezu gleiche Länge besitzen, an einander.

Zusammengefasst lässt sich also aus einer näheren Untersuchung des Verhaltens der Gesammtlänge der Embryonen Folgendes erschließen:

Innerhalb einer Gruppe von Embryonen gleicher Urwirbelzahl zeigen sich sehr bedeutende Größendifferenzen; diese können sowohl bei jüngeren als auch bei älteren Stadien — absolut betrachtet — erhebliche sein; relativ bedeutend sind sie dagegen nur in den jüngeren Stadien; da also diese letzteren sehr bedeutende Größen erreichen können, besteht oft zwischen Embryonen junger und — der Urwirbelzahl nach — viel älterer Stadien Gleichheit in Bezug auf die Körperlänge. Da ferner

in den älteren Stadien die Differenzen relativ weit geringer sind, nähert sich ein Embryo dieser Stadien in seiner Länge nur solchen Embryonen, die der Urwirbelzahl nach ihm sehr nahestehen. Auf die Bedeutung dieses Verhaltens wird später noch eingegangen werden.

Die im Weiteren folgende Besprechung des Verhaltens der einzelnen Theilstrecken des embryonalen Körpers weist in vielen Punkten Ähnlichkeiten mit dem Verhalten der Gesammtlänge auf und wird daher wesentlich nur in kurzen Zügen gehalten sein, wobei zum Zwecke der näheren Orientirung auf die Übersichtstabelle verwiesen werden muss. Aus dieser lassen sich leicht Tabellen in ähnlicher Weise wie die Tabelle *f* für die einzelnen Werthgruppen herstellen, welche in graphischer und übersichtlicher Form das im Texte Gesagte erläutern können.

Was zunächst die Strecke *a*, d. h. die Entfernung des vorderen Körperendes von der vorderen Darmpforte betrifft, so weist diese nicht unbeträchtliche Differenzen bei Embryonen gleicher Urwirbelzahl auf. Relativ bedeutend sind diese aber wiederum nur in den jungen Stadien. So kommt es auch hier zur Ausbildung eines ähnlichen — wenn auch etwas weniger hochgradigen — Verhältnisses wie bei *f*: Embryonen gleicher Urwirbelzahl können einen sehr verschieden langen vor der vorderen Darmpforte gelegenen Körperabschnitt besitzen und bei Embryonen verschiedener Länge kann dieser Abschnitt gleich sein. Man könnte nun vermuthen, dass zwischen den Längen *a* und *f* ein Verhältnis in dem Sinne bestehe, dass von mehreren gleichalterigen Embryonen der längere auch einen längeren vor der vorderen Darmpforte gelegenen Körperabschnitt besitzt. Ein solches festes Verhältnis besteht aber, wie ein Vergleich dieser beiden Größen lehrt, wenigstens in den jungen Stadien nicht; allmählich stellt sich aber zwischen ihnen ein regelmäßiges Verhältnis in dem obigen Sinne her.

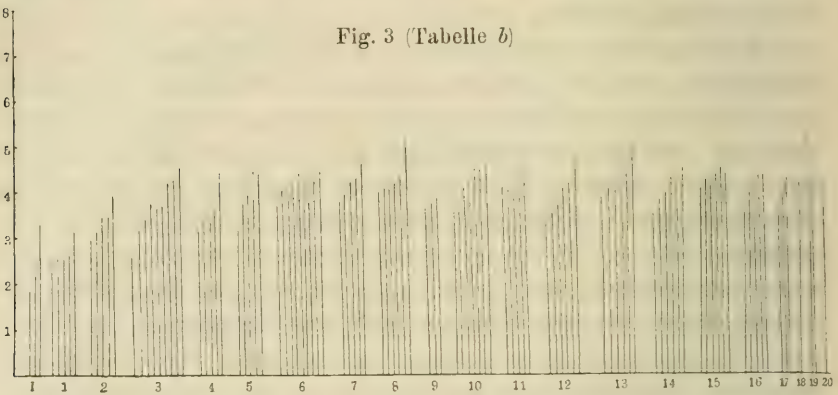
Die vordere Darmpforte selbst weist ferner, wie aus der Tabelle hervorgeht, Variationen in ihrem ersten Erscheinen auf. — Auch ihre Form ist keine gleichmäßige. Sie stellt einen nach vorn konvexen Bogen dar, dessen Mitte jedoch fast niemals in der Medianlinie gelegen, sondern bald nach dieser, bald nach jener Seite verschoben ist.

Über das Verhalten der Strecke *b* hat His einige Messungen angestellt und zwar nur an wenigen und der Entwicklung nach sehr von einander differenten Embryonen. Wenigstens muss ich annehmen, dass His unter »Länge des Kopfes« in der »Ersten Ent-

wicklung des Hühnchens im Ei« (9, pag. 91) dieses Maß versteht, da gleich nachher die Maße für die fertig gebildete Urwirbelsäule angegeben werden und ferner in den »Neuen Untersuchungen etc.« (11, pag. 162) His diesen Abstand direkt als »Kopflänge« bezeichnet. Da in die Bildung des Kopfes aber außer dem zuerst angelegten Urwirbel noch weitere einbezogen werden, so ist diese Bezeichnung nicht ganz zutreffend und wurde daher auch nicht beibehalten. In wie fern übrigens das Resultat, das His aus seinen Messungen zieht, richtig ist, soll später besprochen werden. —

Die Besprechung der individuellen Variationen dieser Strecke, d. i. also des Abstandes des vorderen Körperendes vom hinteren Rande des zuerst angelegten Urwirbels, soll an der Hand der Tabelle *b*

Fig. 3 (Tabelle *b*)



erfolgen. Diese Strecke weist ganz ähnliche Verhältnisse wie *a* auf. Auch hier finden sich beträchtliche Variationen, wenn wir Embryonen gleicher Urwirbelzahl mit einander vergleichen. Sie sind aber weniger beträchtlich als die von *a* und *f*. Vergleicht man nun die Länge dieser Strecke bei Embryonen verschiedener Urwirbelzahl mit einander, so zeigt es sich, dass diese Länge schon in den frühesten Stadien eine relativ sehr bedeutende ist und später nur unwesentlich und unregelmäßig ansteigt. Embryonen sehr verschiedener Urwirbelzahl können daher einen gleich langen vor dem Urwirbelgebiete gelegenen Körperabschnitt besitzen. — In Bezug auf das Verhalten zur Gesammtlänge besteht ein ganz ähnliches Verhalten wie bei *a*: Wenn auch — und besonders in den jungen Stadien — keine Abhängigkeit der Größen *b* und *f* von einander besteht, bildet sich doch in den älteren Stadien allmählich ein Verhältnis in dem Sinne aus, dass unter Embryonen gleicher Urwirbelzahl die längeren auch einen längeren vor dem

Urwirbelgebiete gelegenen Körperabschnitt besitzen als die kürzeren. — Ein gleiches Verhältnis besteht endlich auch zwischen den Längen *a* und *b*.

Die Differenz der beiden Strecken *a* und *b* stellt die Strecke *g*, also der Abstand zwischen vorderer Darmpforte und dem Urwirbelgebiete dar. Sie weist sehr bedeutende Differenzen dar, wie aus der

Fig. 4 (Tabelle *g*)

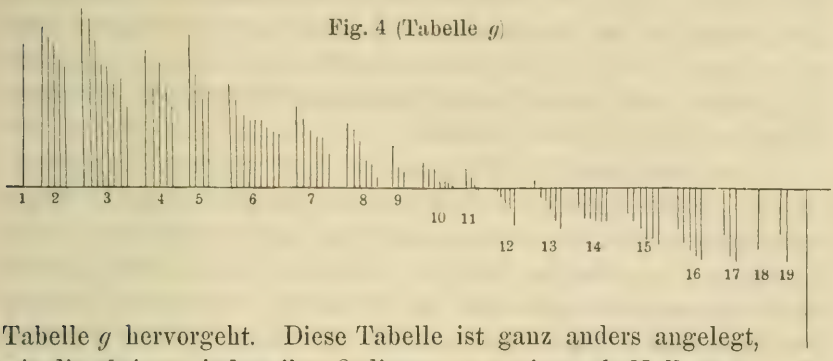


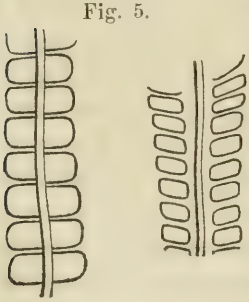
Tabelle *g* hervorgeht. Diese Tabelle ist ganz anders angelegt, wie die übrigen, indem ihre Ordinaten von einer als Null angenommenen Abscisse nach zwei Richtungen hin aufsteigen. Es erklärt sich dies daraus, dass ursprünglich die vordere Darmpforte vor, später jedoch hinter dem ersten Urwirbel gelegen ist. Alle vor dem Urwirbelgebiete gelegenen Längen sind nun in der Tabelle durch den Auf-, alle hinter demselben gelegenen durch den Abstieg der Ordinaten von der Abscisse gekennzeichnet. Diese Ordinaten sind bei Embryonen gleicher Urwirbelzahl sehr verschieden lang. Es übertrifft das Minimum das Maximum um das Zwei- bis Sechsfache. Es ist daher bei Embryonen desselben Stadiums die zwischen vorderer Darmpforte und erstem Urwirbel gelegene Strecke sehr verschieden in die Länge ausgedehnt. — Noch ein anderes Verhältnis spiegelt die Tabelle wieder: Eben so wie das erste Erscheinen der vorderen Darmpforte nicht zu einem bestimmten Zeitpunkte erfolgt, erreicht sie auch das Urwirbelgebiet nicht in einem ganz sicheren Zeitmomente. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die vordere Darmpforte in dem Stadium von 11 bis 13 Urwirbeln hinter den ersten Urwirbel zu rücken beginnt. Sobald sie jedoch das Urwirbelgebiet erreicht hat — also in älteren Stadien — ist ihr Vorrücken ein regelmäßigeres als in den früheren Entwicklungsepochen.

Die Strecke *c*, die Entfernung des vorderen Körperendes vom hinteren Rande des Urwirbelgebietes, nimmt ziemlich regelmäßig mit dem Alter des Embryo zu. Demgemäß wächst auch die Strecke *h*,

das Urwirbelgebiet (die die Differenz zwischen *b* und *c* bildet), ziemlich gleichmäßig an. Wenn also auch meist einer größeren Urwirbelzahl auch ein längeres Urwirbelgebiet entspricht, finden sich dennoch ziemlich beträchtliche Variationen, so dass dann auf dem gleichen Raume eine sehr verschiedene Urwirbelzahl vorhanden sein kann, so z. B. drei bis sieben; sieben bis zwölf; zehn bis vierzehn. Wie weit dies bei einem allerdings nicht normalen (und daher bei den Messungen auch nicht berücksichtigten) Falle gehen kann, zeigt (Fig. 9 Tafel X): Hier sind nicht weniger als 17 Urwirbel auf einem Raume zusammengedrängt, wie er sonst höchstens acht Urwirbeln zukommt.

Würde man den Umstand, dass auf einer gleichen Strecke verschieden viele Urwirbel vorhanden sein können, einfach darauf zurückführen, dass die verschiedene Breite der Urwirbel die Ursache hiervon sei, so brauchte man nur die Länge des Urwirbelgebietes durch die entsprechende Zahl der Urwirbel zu dividiren, um die jeweilige mittlere Breite der letzteren zu finden. In der Rubrik *h* der Tabelle 1 bedeuten die in Klammern befindlichen Zahlen die auf diese Weise gefundenen Werthe, die, wie ersichtlich, sehr verschieden sein können. Allein diese Zahlen lassen keinen Schluss auf die wirkliche Breite der Urwirbel zu. Denn bei der Ausfüllung des Urwirbelgebietes kommt es nicht allein auf die Breite der Urwirbel, sondern auch auf die Größe der Zwischenräume derselben an. Diese letzteren aber zeigen, wie aus beistehender Zeichnung (Textfig. 5), welche Breite und Abstand der Urwirbel bei zwei Embryonen desselben Stadiums und bei derselben Vergrößerung zeigt, hervorgeht, sehr bedeutende Variationen. Weiter kommt auch der Umstand in Betracht, dass in der Regel die hintersten Urwirbel schmäler und dichter gedrängt sind, als die vorderen, obzwar auch hier sich Variationen finden. —

Fig. 5.



Nach dieser Besprechung des Urwirbelgebietes möchte ich hier noch zweier wichtiger Punkte Erwähnung thun. Der erste betrifft die Frage, ob vor dem bekanntlich vor dem Vorderende des Primitivstreifs entstehenden ersten Somiten noch weitere entstehen, d. h. also ob die Urwirbelbildung hier von hinten nach vorn fortschreitet. Diese Frage ist sehr verschieden beantwortet worden.

So sagt VAN WIJHE (20, pag. 173), dass bei Selachiern »zwischen dem hinteren Rande der Ohrblase und dem Vorderrande des ersten der 27 Somite noch Raum für zwei weitere Mesodermsegmente vorhanden ist, deren Grenzen erst später auftreten«; KUPFFER berichtet (16, pag. 146): »Die Bildung der Urwirbel schreitet bei der Forelle von vorn nach hinten fort. Aber ich muss ausdrücklich hervorheben, dass hierin kein für alle Teleostier geltendes Gesetz liegt, denn beim Hecht, bei Gasterosteus, bei Abramis brama und Anderen erfolgt die Begrenzung des ersten Urwirbels mehr in der Mitte der Rumpfregion und erstreckt sich die Segmentirung sowohl nach hinten wie nach vorn weiter«; ferner erwähnt er (15, pag. 13), dass bei Lacerta die »Urwirbel sich zunächst in der Richtung von hinten nach vorn entwickeln, denn bei zwei wahrnehmbaren Paaren ist das hintere deutlicher ausgebildet«. HIS sagt in der »Ersten Entwicklung etc.« (pag. 82): »Die Urwirbel, welche zuerst entstehen, sind, wie dies VON BAER bereits richtig erkannt hat, nicht die vordersten Halswirbel, sondern es bilden sich von den zuerst entstandenen Wirbeln im fünften und sechsten Stadium noch einige fernere. Dass dem also sei, das erkennt man daran, dass eine Strecke weit vor den vordersten Urwirbeln zu einer gegebenen Zeit noch ungegliederte Urwirbelplatten sichtbar sind. Weiterhin kann man an diesen Plattenstücken die allmählich erfolgende Abgliederung neuer Urwirbel verfolgen. Zur Bestimmung der Zahl der also entstehenden Wirbel ist es schwer eine sichere Handhabe zu gewinnen. Ich möchte mit VON BAER vermuthen, dass jederseits zwei entstehen, möglicherweise ist indessen diese Schätzung zu niedrig gegriffen.« FOSTER und BALFOUR (5, pag. 58) geben ebenfalls vom Hühnchen an, dass wenigstens ein Paar Urwirbel vor jenem sich entwickele, das als das erste erschien; an einer anderen Stelle (pag. 55) behaupten sie, dass zwei oder drei Urwirbel vor dem zuerst entstandenen sich bilden. Betreffs der Säugethiere endlich liegen folgende Angaben vor: HENSEN scheint sich für die Möglichkeit der Abgliederung eines (8, pag. 362) (»Da anfänglich zwischen dem ersten respektive zweiten Urwirbel — diese Frage lasse ich unentschieden — nur noch Raum« etc.) Urwirbels vor dem zuerst entstandenen auszusprechen; FRORIEP's Angabe (6, pag. 294), dass in die Bildung des Schädels (beim Schafe und Rinde) außer einem Occipital- (Rumpf-)wirbel noch zwei weitere vor ihm gelegene rudimentäre Urwirbel eingehen, lässt eine ähnliche Deutung zu; BONNET endlich sagt geradezu (2, pag. 3), dass (beim Schafe) sich mindestens zwei neue Paare vor den zuerst abge-

gliederten Segmenten entwickeln. Während durch diese Angaben für fast alle Klassen der Wirbelthiere eine Abgliederung der späteren vordersten Urwirbel in der Richtung von hinten nach vorn behauptet wird, hat sich Rabl (19, pag. 175) dahin ausgesprochen, dass bei allen Cranioten stets Urwirbel hinter Urwirbel auftritt; dass »der erste und älteste Urwirbel ... bei keinem Cranioten vorn abgeschlossen ist, sondern stets kontinuirlich in das ungegliederte Mesoderm des Vorderkopfes übergeht«.

Ich habe sowohl in den untersuchten jüngeren wie älteren Stadien sorgfältig auf diese Verhältnisse geachtet, um zu sehen, ob an Flächenpräparaten — und auf solche beziehen sich auch fast alle Angaben — eine Abgliederung der Urwirbel bei der Ente in der Richtung von hinten nach vorn erfolgt. Würde dies der Fall sein, so müsste man am Flächenbilde vor einem deutlich abgegrenzten Urwirbel eine Urwirbelmasse finden, die nach vorn scharf begrenzt, aber nicht völlig abgegliedert ist. Solche Bilder sieht man in der That bei jungen Keimscheiben und bei Anwendung nicht zu starker Vergrößerung. Stets aber kann man sich mit einer stärkeren Linse davon überzeugen, dass dieses Bild auf einer Täuschung beruht. Vor dem ersten (abgegliederten) Urwirbel ist nämlich das Mesoderm genau entsprechend der Breite eines Urwirbels dichter angeordnet und von dem vorderen Rande dieser dichteren Mesodermmasse erst geht weniger dichtes Mesoderm kontinuirlich in das Mesoderm des Kopfes über. Dieser Rand ist es, der bei schwacher Vergrößerung eine vordere Grenze eines solchen »Urwirbels« vortäuscht, die aber bei stärkerer Vergrößerung niemals nachweisbar ist. Mit der letzteren überzeugt man sich vielmehr, dass (am Flächenbilde) eine epitheliale (Grenz-) Lamelle dieses erst entstandenen Urwirbels nur am medialen, hinteren und lateralen, dagegen niemals am vorderen Rande vorhanden ist, wie dies doch bei einer wirklich stattfindenden Abgliederung sein müsste. Ohne selbstverständlich für andere Klassen daraus irgend welche Schlüsse zu ziehen, konstatire ich nur, dass bei der Ente — so weit es die Untersuchung der Flächenbilder der von mir untersuchten Stadien zulässt — vor dem zuerst entstandenen Urwirbel keine weiteren entstehen, er also der älteste und vorderste bleibt und dass demgemäß die Urwirbelbildung von ihm aus von vorn nach hinten fortschreitet.

Ein zweiter hier zu besprechender Punkt betrifft die Gesammtzahl der entstehenden Urwirbel. His sagt in den »Neuen Untersuchungen etc.« (pag. 16): »Die schließliche Gesammtzahl der

Urwirbel des Hühnchens ist auf 42 anzusetzen (die der Wirbelsäule beträgt 41). Dagegen muss ich betonen, dass die Gesammtzahl der Urwirbel sowohl bei der Ente als auch beim Huhne gewiss eine weit höhere ist. Ich habe an zahlreichen Entenembryonen mehr als 44, in einem Falle 50 sicher zählen können. Eben so konnte ich bei zwei Hühnerembryonen 45 und 46 Urwirbel zählen und zweifle nicht, dass es auch Stadien giebt, in denen, wie bei der Ente, auch mehr Urwirbel vorhanden sind. Ich vermag mich hierbei gegen His auch auf die schönen Zeichnungen Duval's zu berufen. Wenn man in seinem »Atlas d'embryologie« die Urwirbel der Figuren 142 und 120 zählt, so findet man, dass ihre Zahl im ersteren Falle 47, im letzteren 49 beträgt. (Auch Oppel ist zu dem gleichen Resultate gekommen. Es heißt bei ihm, pag. 61: »Die Figuren 120 und 122 . . . haben nach der Zeichnung Duval's zu schließen, 48—50 Urwirbel.«) Selbst wenn man in Fig. 120 die zwei vordersten Urwirbel — weil zu nahe dem Gehörbläschen gezeichnet — ausscheidet, bleibt immer noch eine viel höhere Zahl als die von His angegebene. Da nun die Zahl der bleibenden Wirbel beim Huhn, nach Cuvier, 41, bei der Ente 43 beträgt, so ist ein bedeutender Überschuss an Urwirbelanlagen vorhanden, dessen weitere Differenzirungen zu verfolgen gewiss von Interesse wäre. Einem Citate aus Bronn's Klassen etc. (Vögel von Gadow, anatom. Theil, pag. 927) entnehme ich, dass bereits Zehntner bei Cypselus melba ähnliche Verhältnisse gefunden hat: Hier ist die bleibende Wirbelzahl 37, die Zahl der angelegten Somiten beträgt aber 44; die zwei vordersten sollen in die Bildung des Schädels eingehen; die fünf überschüssigen Wirbel sollen nun mit einem sechsten Wirbel in die Bildung des Pygostils eingehen. Dieses würde also bei Cypselus melba sechs Schwanzwirbeln entsprechen.

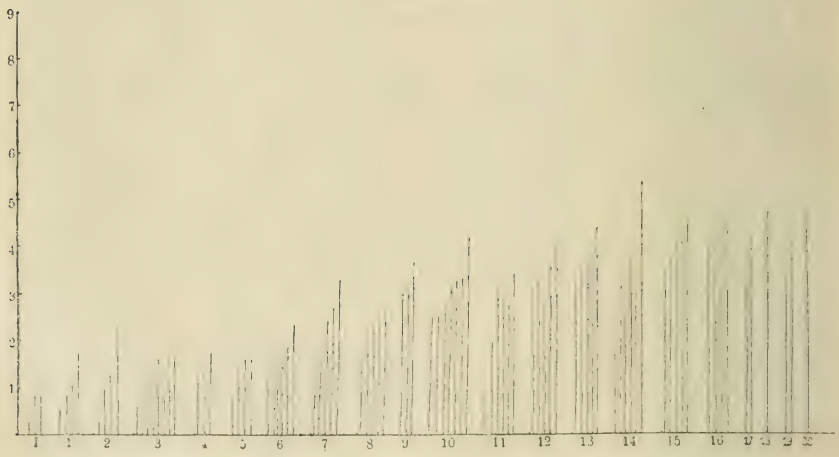
Übergehend zur Besprechung des Verhaltens der Strecke *d*, d. i. der Entfernung des vorderen Körperendes vom Vorderende des Primitivstreifs, muss ich bemerken, dass dieser letztere Punkt nicht immer der in der Einleitung gestellten Forderung der scharfen Kenntlichkeit entspricht. In einigen Fällen war es überhaupt nicht möglich das Vorderende des Primitivstreif zu erkennen. In jüngeren Stadien ist bekanntlich der Primitivstreifs an dieser Stelle meist deutlich verdickt, sehr oft ist in der Mitte dieser Verdickung eine Einsenkung sichtbar, die sich in die Primitivrinne fortsetzen kann. Es kann aber dieses Vorderende auch jeder deutlicheren Markirung entbehren. Gasser (7) findet bei Hühnerembryonen schon vom Stadium von acht Urwirbeln ab die vordere Grenze des Primitivstreifs nicht

mehr scharf begrenzt. Bei der Ente scheint dieses Verhalten etwas später einzutreten.

Was nun die individuellen Variationen betrifft, so verhalten sich die Strecken *d* und *e* — letzteres ist gleich dem Abstande des vorderen Körperendes vom Vorderende der Primitivrinne — in ziemlich gleicher und mit den früheren Strecken übereinstimmender Weise: Größendifferenzen finden sich besonders in jungen Stadien; Embryonen gleicher Urwirbelzahl können verschiedene Längen dieser Strecken besitzen und umgekehrt. Zwischen den letzteren und der Gesammtlänge des Embryo besteht — besonders in den jüngeren Stadien — kein festes und regelmäßiges Verhältnis.

Von dem hinteren Rande des Urwirbelgebietes aus wurden die drei folgenden Strecken (*i*, *k*, und *l*) gemessen. Von einigem Interesse

Fig. 6 (Tabelle *i*).

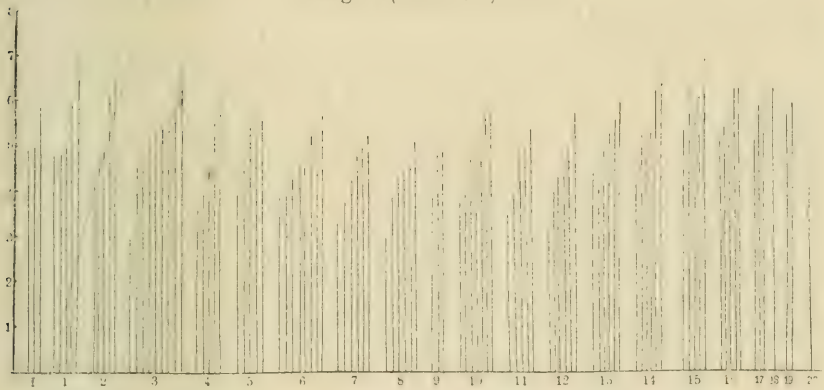


ist das Verhalten der Strecke *i*, d. i. der Abstand des hinteren Randes des Urwirbelgebietes vom Vorderende des Primitivstreifs. In dieser Strecke liegt beiderseits in den Urwirbelplatten derjenige Theil des Mesoderms, der alsbald sich in Urwirbel zu gliedern bestimmt ist; man würde vielleicht erwarten, dass dieses Gebiet nur unbedeutende Variationen aufweist, indem mit dem Zurückweichen des vorderen Endes des Primitivstreifs auch ganz symmetrisch die Abgliederung neuer Urwirbel nach hinten fortzuschreiten scheint. Es geht jedoch aus Tabelle 1 hervor, dass in Bezug auf diese Strecke sehr bedeutende und zwar absolut und relativ bedeutende Differenzen in jungen wie in alten Stadien bestehen; es kann in demselben Stadium

das Maximum von *i* um mehr als das Dreifache größer sein als das Minimum. Die Segmentirung des gastralen Mesoderm erfolgt daher nicht symmetrisch mit dem Zurückweichen des Vorderendes des Primitivstreifs, vielmehr kann die zwischen dem letzteren und dem Urwirbelgebiete gelegene Masse unsegmentirten Mesoderms bei Embryonen gleicher Urwirbelzahl eine sehr verschieden und bei solchen verschiedener Urwirbelzahl eine gleich lange sein.

Sehr bedeutende individuelle Variationen weisen ferner die Abstände des hinteren Randes des Urwirbelgebietes vom Vorderende der Primitivrinne (*k*) und vom hinteren Ende des Embryo (*l*) auf. Hier ist das Maximum bis achtmal so groß als das Minimum. In

Fig. 7 (Tabelle *l*).



Bezug auf Gleichheit der Strecke zwischen Urwirbelgebiet und hinterem Körperende bei Embryonen verschiedener Urwirbelzahl stellt sich ein merkwürdiges, bei den bisher beobachteten Strecken nicht bestehendes Verhältnis heraus, wie es aus Tabelle *l* ersichtlich ist: Die Strecke ist in den jüngsten Stadien meist größer oder gleich groß wie in den mittleren, aber auch fast gleich groß mit den älteren. Diese Strecke kann daher z. B. bei einem Embryo mit einem Urwirbel eben so groß sein wie bei einem solchen von zwei bis fünf, größer als bei denen mit fünf bis dreizehn und wiederum gleich groß (oder größer) als bei den Embryonen von über 13 Urwirbeln. Die hieraus sich ergebenden Folgerungen über das Wachsthum dieser Strecke sollen später besprochen werden.

Primitivstreif und Primitivrinne (*m*, *n*). Die oft unmögliche Bestimmung des Vorderendes des Primitivstreifs wurde bereits her-

vorgehoben. Auch die Form desselben bietet zahlreiche Variationen: Bald langgestreckt und überall gleich schmal, bald kurz und breit, ist er, besonders am hinteren Ende, oft nach der einen oder der anderen Seite gewendet. Das Vorderende ist bald mehr von quadratischer, bald nach vorn konvexer Form etc. Das Hinterende wird im »Atlas d'embryologie« von Duval, sowie in Balfour-Foster's »Entwicklungsgeschichte des Hühnchens« meist als ein Zellstreif abgebildet, der in die Wand des Medullarrohres übergeht. Allein in zahlreichen Fällen findet man den Primitivstreif — wie auch besonders Gasser hervorhebt — von den Lamellen des Medullarohres, die den Sinus rhomboidalis bilden, umschlossen, in welch letzteren er mit zugespitztem oder verdicktem Ende hineinragt. In älteren Stadien findet sich als letzter Rest des Primitivstreifs oft nur eine breite Zellmasse im unmittelbaren Anschlusse an die caudale Wand des Medullarrohres.

Die Varietäten der Form der Primitivrinne sind bekannt und sehr zahlreich. Auch die Dauer ihres Bestehens ist keine gleichmäßige. Foster und Balfour bemerken hierüber (5, pag. 47): »Die Primitivrinne erreicht ihre größte Ausdehnung vor dem Erscheinen der Rückenfurche und nachher wird sie immer undeutlicher und schwindet endlich ganz. Nach der 30. oder 40. Stunde findet man noch einen gekrümmten Überrest von ihr am hinteren Ende des Medullarrohres, gegen die 50. Stunde hat sich auch diese letzte Spur verloren.« Nach Duval's Abbildungen entsprächen beim Huhn der Brutzeit von 41 Stunden Stadien mit ungefähr 18, der von 52^h solche von ungefähr 33 Urwirbeln. Zwischen diesen Stadien soll nach Foster-Balfour die Primitivrinne schwinden. Bei der Ente scheint dies noch früher zu erfolgen; ferner kann die Primitivrinne auch schon in früheren Stadien fehlen (oder so seicht sein, dass sie am Flächenbilde nicht wahrgenommen wird). Ihre Persistenz (oder die ihrer stärkeren Ausbildung) zeigt also ebenfalls Variationen.

Was nun die Längenverhältnisse betrifft, so ist der Primitivstreif äußerst zahlreichen und bedeutenden Variationen bei Embryonen der gleichen Entwicklungsepoche unterworfen und zwar auch in den älteren Stadien, so dass er bei Embryonen sehr verschiedener Urwirbelzahl die gleiche Länge besitzen kann. Das Gleiche gilt von der Primitivrinne. Ferner geht aus Tabelle 1 hervor, dass zwischen der Länge des Primitivstreifs und der der Primitivrinne gar kein bestimmtes Verhältnis besteht, so dass einmal ein kurzer Primitivstreif eine lange oder ein langer eine kurze Primitivrinne besitzen

kann. Eben so ergiebt ein Vergleich der entsprechenden Zahlenwerthe auf Tabelle 1, dass zwischen Gesammtlänge des Embryo und den Längen von Streif und Rinne kein festes Verhältnis (so weit es auf Embryonen gleicher Urwirbelzahl ankommt) besteht. Da der Primitivstreif und die Primitivrinne im Verlaufe der Entwicklung schwinden, so erfolgt daher die Verkürzung derselben zwar stetig und allmählich, aber bei den verschiedenen Embryonen auch verschieden rasch.

II. Das Längenwachsthum des embryonalen Körpers.

Aus dem Vorausgegangenen ist bisher so viel klar geworden, dass in Bezug auf die Längenausdehnung des Embryo sowie der einzelnen Theilstrecken seines Körpers zahlreiche individuelle Variationen bestehen. Es folgt daraus, dass — wenn man die Art des Wachsthums dieser Theile feststellen will — man nicht bloß einfach einen oder wenige Embryonen aus verschiedenen und noch dazu der Entwicklung nach sehr von einander differenten Stadien mit einander vergleichen darf, wie dies z. B. His gethan hat. Selbst wenn ein solcher zur Messung benutzter Embryo typisch für das betreffende Stadium zu sein scheint, berechtigt er noch nicht zu irgend welchen Schlüssen, da ja bei Embryonen gleicher Entwicklungsstufe zwischen der Gesammtlänge und der Länge der Theilstrecken des Körpers verschiedene Beziehungen bestehen können. Halbwegs sichere Wetrhe für das Fortschreiten des Wachsthums können wir nur aus Mittelzahlen (Summe der jeweiligen Längen dividirt durch die Anzahl der Embryonen), gewonnen aus möglichst vielen Einzelfällen, erhalten. Nur unter dieser Voraussetzung sind im Nachfolgenden Schlüsse über das Wachsthum gezogen und z. B. die Stadien von 9 und über 16 Urwirbeln nur dann berücksichtigt worden, wenn ihre Mittelzahlen sich nicht zu sehr von ihren Nachbarn unterscheiden. Wie nothwendig dies ist, erhellt besonders aus dem Vergleiche der Wachsthumsverhältnisse bei den Embryonen von neun Urwirbeln, von denen nur drei zur Verfügung standen, mit den ihnen nächsten Stadien: Entsprechend diesem Stadium zeigt sich oft ein Abfall der Zahlen — gerade diese drei Embryonen waren wahrscheinlich nur die kleinsten oder kleine Vertreter dieses Stadiums und so ist die gefundene Mittelzahl nicht nur wegen der geringen Anzahl, sondern auch wegen der Qualität der Embryonen, aus denen sie bestimmt wurde, eine unbrauchbare. Ein solches Absinken der Mittelzahlen findet sich auch bei anderen Stadien, bei welchen eine hinreichend große und

verschieden beschaffene Anzahl von Embryonen zur Messung zur Verfügung stand. Daraus zu schließen, dass in diesen Stadien das Wachsthum in die Länge nicht nur stillstand, sondern sogar ein negatives wurde, habe ich nicht gewagt, obzwar auch der letztere Fall nicht unmöglich wäre. Wir brauchen uns nur vorzustellen, dass in einer bestimmten Periode das Längenwachsthum sehr gering wird oder gar stillsteht, dagegen aber das Breitenwachsthum erheblich zunimmt; was an Länge verloren, wird an Breite gewonnen. So möglich dieser Fall auch wäre, habe ich doch stets nur den Schluss

Tabelle 2.

Urwirbelzahl	a	b	c	d	e	f	g	h	i	k	l	m
I		25,8	25,8	34	41,7	79,6			8,5	19,2	60,4	45,5
1	5,5	28,3	31,9	43,4	60,5	87,7	27,8	3,6	11,2	30,9	55,9	43,5
2	6	34,5	41,1	54,8	60,9	94,7	27,5	6,6	13,5	25,6	53,6	40,7
3	11,3	37,5	47,6	61,3	78,4	99,8	25,6	10,1	13,4	32,5	52,1	38,6
4	12,5	36,9	50,2	65,8	86,8	99	22,4	11,2	14,6	37	48,7	34
5	21,7	41,3	58,4	71,2	91,8	112,2	22,7	17,1	14,2	33	53,5	40,9
6	29	42,7	60,3	81,5	96,8	111,8	13,7	20,8	18	33,7	48,2	29,5
7	30,9	42,5	66,9	89,7	94,5	111,3	11	25,8	23	28,7	45,6	20,3
8	39	43,5	73	88,5	99,8	115,5	7,4	29,4	21,6	29	42,5	20,8
9	33	38	66,6	102,5	102,5	116,1	5	28,6	32,6	32,6	49,5	16,8
10	10	42,3	87,3	106,6	106,8	124,5	2,5	32,5	31,7	32,8	49,6	17,9
11	12,7	43,7	80,3	107,8	115,5	125,7	0,8	37,6	26,4	32,2	45,4	19,1
12	43,7	40,7	81,3	117,8	110,6	126,8	— 3	47,4	35	32,8	45,5	13,3
13	49,7	46	89,8	129		141,5	— 4,1	43,7	38,5		51,7	14
14	47,5	41,6	88	122,8	160	146,4	— 6	46,6	35,7		58,2	23,5
15	52,5	43,9	99	140,2		159,9	— 8,4	55,2	40,5		60,9	17,7
16	53	41,1	99,8	143,2		157,8	— 11,9	56,1	44,3		57,9	16,5
17	51,5	40,1	100	125,3		158	— 12,3	60	37,2		58	28,6
18	54	42	122	169		186	— 12	68	47		64	17
19	63,5	52	135,5	173		199	— 11,5	72	37		68,5	21
20	74	43	134	164		180	— 31	91	30		46	16

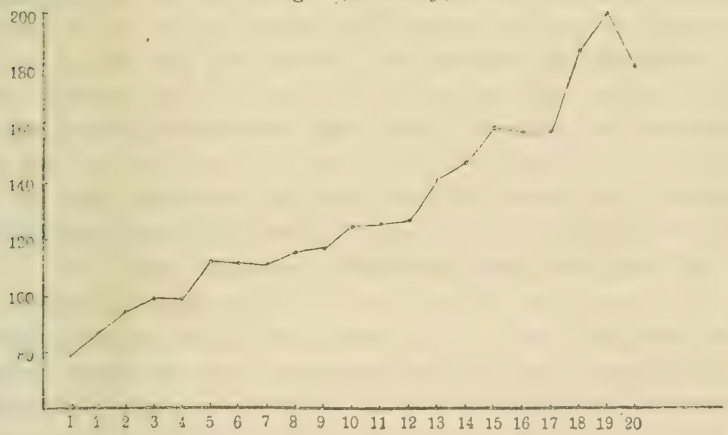
gezogen, dass in den betreffenden Stadien das Längenwachsthum gegenüber den früheren zurückbleibt und dies ferner nur dann angenommen, wenn zur Messung dieser Stadien mehrere und außerdem sehr verschieden große Embryonen zur Verfügung standen. Ein noch größeres Material als das meine wird aber vielleicht manche Details noch genauer präcisiren können.

Der Besprechung der Wachsthumsverhältnisse ist die obenstehende Tabelle 2 vorangestellt, welche die Mittelzahlen der Längen der einzelnen Strecken in den verschiedenen Stadien enthält. Durch

Markirung der einer bestimmten Strecke in den verschiedenen Stadien zukommenden Längen mittels entsprechend hoch angenommener Punkte und Verbindung der letzteren durch Linien, lassen sich leicht Kurven (wie auf Tabelle f_1, b_1, l_1) gewinnen, welche graphisch in übersichtlicher Weise das Wachsthum der einzelnen Strecken darstellen.

Vergleicht man in dieser Tabelle das Verhalten der Zahlenwerthe der einzelnen Strecken in den verschiedenen Stadien mit einander, oder noch besser, stellt man sich mit Hilfe derselben in der oben angegebenen Weise Kurven her, so zeigen diese in einem Punkte ein nicht unwichtiges, gemeinsames Verhalten. Zwar finden sich auch Differenzen: so wächst der Zwischenraum zwischen vorderer Darmpforte und dem Urwirbelgebiete Anfangs unregelmäßig,

Fig. 8 (Tabelle f_1)



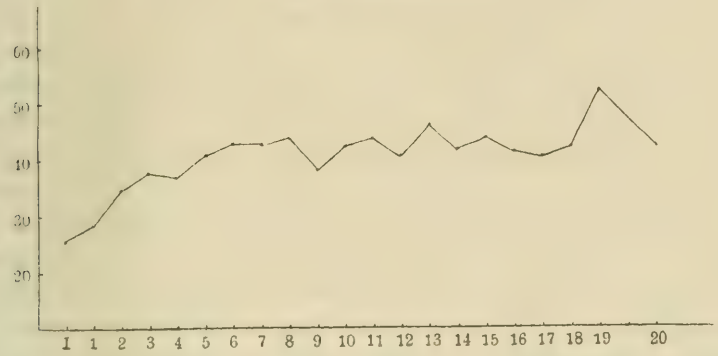
später gleichmäßig; die Strecke zwischen dem Vorderende des Körpers und dem Hinterrande des Urwirbelgebietes wächst Anfangs rascher als später; die Strecken zwischen dem Urwirbelgebiete und dem Vorderende des Primitivstreifs einerseits, dem der Primitivrinne andererseits verhalten sich, entsprechend den bedeutenden, hier vorhandenen individuellen Variationen bei den verschiedenen Embryonen so verschieden, dass sich nur durch die Beobachtung ihres Wachsthums bei ein und demselben Embryo (wenn dies möglich wäre) Schlüsse über ihr Wachsthum ziehen lassen könnten — sonst aber zeigen alle Kurven die gemeinsame Eigenschaft, dass ihr Anstieg (beziehungsweise Abstieg) kein gleichmäßig auf- (ab-) steigender ist, sondern durch Strecken einer Senkung (resp.

Hebung) unterbrochen ist. Es zeigt sich dies auch an der Kurve auf Tabelle f_1, welche das Längenwachsthum des ganzen embryonalen Körpers darstellt. An der ganzen Kurve wechseln Stellen größerer mit denen einer geringeren Steigung und es fehlen auch nicht solche, bei welchen jede Steigung fehlt. Dem entsprechend ergeben die Mittelzahlen stellenweise ein Minus gegenüber den Vorstadien, so z. B. in dem Stadium von 4, 6 und 7 Urwirbeln. Solche Senkungen würde auch eine vom Verhalten der Strecke *c* hergestellte Kurve aufweisen und zwar in den Stadien zwischen 10 und 13 und 13—14 Urwirbeln. Da von diesen Stadien nichts weniger als 18, beziehungsweise 12 Embryonen zur Untersuchung zur Verfügung standen, so ist dieses Verhalten wohl kein zufälliges. Schwer ist es hierfür eine Erklärung zu finden — wenn man nicht, wie früher erwähnt, eine durch ausgiebige Messung erst festzustellende Breitenzunahme für das Minus an Längenzunahme verantwortlich machen wollte. Das Zurückbleiben im Wachsthum der Gesammtlänge zwischen den Stadien von fünf bis sieben Urwirbeln erklärt sich vielleicht aus einer Verschiedenheit dieser Embryonen: Die Embryonen von sechs und sieben Urwirbeln haben zumeist ein viel weiter ausgebildetes Hirnrohr als die von fünf Urwirbeln. Bei keinem Embryo von fünf Urwirbeln fand ich eine solche Verbreiterung des vordersten Theiles des Hirnrohres, wie sie sich bei denen von sechs und sieben Urwirbeln findet.

Eine gesonderte Besprechung erfordert das Wachsthum der beiden Strecken *b* und *l*. Die erstere, die Strecke zwischen Vorderende des Körpers und des Urwirbelgebietes, ist, wie früher erwähnt, bereits von His gemessen und als »Kopflänge« bezeichnet worden. His zieht aus seinen Messungen den Schluss, »dass das Längenwachsthum des Kopfes in der betrachteten Periode (d. i. 27 bis 69 Stunden Brutzeit oder Stadien von 1—30 Urwirbeln) ein bedeutendes ist, und zwar absolut und relativ bedeutender am zweiten als am dritten Tage«. Nehme ich, auf Duval mich stützend, an, dass 20 Urwirbel bis zu welchem Stadium ich gemessen, ungefähr 44 Stunden Brutzeit entsprechen (bei der Ente noch etwas mehr), so folgt aus meinen Bestimmungen im Gegensatze zu His, dass diese Länge nur in den ersten Stunden des ersten Tages rascher wächst, innerhalb des Restes des ersten sowie am zweiten Tage dagegen entweder gar nicht oder nur unbeträchtlich an Länge zunimmt. Denn die entsprechende Kurve auf Tabelle b_1 zeigt Anfangs einen ziemlich raschen Aufstieg, um dann, wenn sie

eine gewisse Höhe erreicht hat, nicht mehr anzusteigen, sondern sogar zu fallen. Meine Bestimmungen gelten nur für die Ente und Stadien von einer Urwirbelzahl, wie sie dem dritten Tage entsprechen, habe ich, wegen Mangels eines genügend großen Materials, nicht untersucht. Es könnte demnach die Behauptung His' für das Huhn oder

Fig. 9 (Tabelle b_1).



für das Längenwachsthum dieser Strecke am dritten Tage zutreffend sein. Um dies festzustellen, habe ich Stadien von Hühnerembryonen, die möglichst den von His untersuchten gleichen, an den Bildern im Atlas d'embryologie von Duval gemessen und die Maße mit denen von His verglichen. Das Resultat giebt die beistehende Tabelle wieder:

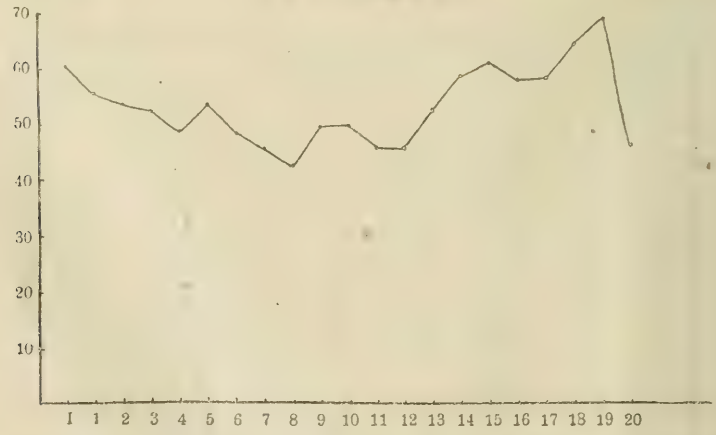
Messungen von His (»Neue Untersuchungen etc.« pag. 162)			Meine Messung an Duval's Figuren				Vergleich
Brutzeit	Urwirbel	»Kopflänge« (His)	Nr. der Fig. in Duval's Atlas	Brutzeit	Urwirbel	Länge b	
27 h	1	1,1	70	21 h	1	0,92	
26 h	4	1,3	72	23 h	4	1,46	
30 h	8	1,3	81	26 h	8	1,56	
			86	27 h	8	1,64	
46 h	10	1,4	89	29 h	10	1,50	
49 h	16	1,55	98	38 h	16	1,38	
			100	41 h	18	1,48	
			102	43 h	19	1,58	
—	23	1,75					
			107	46 h	27	1,70	
			109	48 h	27	1,73	
—	28	2,85					
69 h	30	2,88					
			111	52 h	33	2,10	
			115	68 h	43	2,31	
			120	82 h	47	2,45	

Differenzen:
Bei His — 1—30 Urw. — 2,88—1,1 = 2,87
- Duval. — 1—33 - — 2,10—0,92 = 1,18
1—47 - — 2,45—0,92 = 1,53

Es ergiebt sich also, dass, während die Differenz (d. i. die Zunahme) des Werthes für die Strecke *b* bei His zwischen Embryonen mit einem und solchen von 30 Urwirbeln 1,87, sie bei Duval zwischen denen mit einem und 33 Urwirbeln nur 1,18 und zwischen denen mit einem und 47 Urwirbeln nur 1,53 beträgt, also bei einem viel -älteren Stadium, welches der Brutzeit nach schon dem fünften Tage an gehören würde, immer noch geringer ist, als die von His für ein weit jüngeres Stadium gefundene Zahl. Die Messungen des Letzteren sind eben an einem so geringen Material (insgesammt nur acht Embryonen der Stadien von 1—30 Urwirbeln!) ausgeführt, dass sie zu keinem Schlusse berechtigen; und wenn auch die nur möglichen Messungen an Duval's Figuren durchaus nicht in der erforderlichen Menge vorhanden sind, so stellen sie doch mindestens und zwar sowohl in ihrem Gesammtresultate als auch in den Einzelzahlen den Satz von His als für das Huhn zu Recht bestehend in Frage und unterstützen mein durch die große Zahl von Messungen wohl sicheres Resultat, dass nämlich bei der Ente die »Kopflänge« His' nur in den jüngsten Stadien rasch anwächst, um dann nur ganz unmerklich (oder vielleicht gar nicht) an Länge zuzunehmen.

Ein abweichendes Verhalten im Wachsthum zeigt ferner die Strecke zwischen dem Hinterrande des Urwirbelgebietes und dem Hinterende des Körpers (*l*), wie dies die Kurve auf Tabelle l_1 wiedergiebt.

Fig. 10 (Tabelle l_1).



Diese zeigt — abgesehen von den an allen Kurven vorhandenen Unregelmäßigkeiten — direkt und durch die zahlreichen Messungen wohl sicher erwiesen, eine Senkung in den ersten Stadien — bis zu ungefähr 8 Urwirbeln, um dann wieder anzusteigen.

Diese Strecke setzt sich nun zusammen aus dem Primitivstreif und der vor seinem Vorderende gelegenen noch unsegmentirten Mesodermmasse. Der Primitivstreif nimmt mit der steigenden Entwicklung von vorn nach hinten an Länge ab[1], in demselben Sinne die vor ihm gelegene Mesodermmasse an Länge zu. Für das Absinken der Kurve in jungen Stadien, d. h. also für die Abnahme der Länge des hinter dem Urwirbelgebiete gelegenen Körperabschnittes ist nun eine Erklärung sehr wohl möglich: Es nehmen, wie die Beobachtung lehrt, in jungen Stadien die sich abgliedernden Urwirbel weit mehr Masse für sich in Anspruch, sind breiter, als in den späteren Stadien. Es erfolgt daher die Verschiebung der hinteren Grenze des Urwirbelgebietes nach hinten sehr rasch und wird daher die hinter ihm gelegene Strecke relativ kürzer. Für die nach diesem Zeitraume auftretende Wachsthumszunahme dieser Strecke genügt es wohl nicht, einfach auf die geringere Inanspruchnahme von Mesodermmasse für die jetzt schmäleren Urwirbel, also auf ein langsameres Vorrücken des Urwirbelgebietes nach hinten, hinzuweisen; sie wird wahrscheinlich durch ein regeres Wachsthum innerhalb dieser Strecke selbst verursacht.

III. Zusammenfassung.

Versuche ich es nun aus dem Vorangegangenen einige Thatsachen von mehr allgemeiner Bedeutung zusammenzustellen, so sind es ungefähr folgende:

Individuelle Variationen in Bezug auf die Länge kommen in allen Stadien vor und zwar sowohl was die Gesammtlänge des Embryo, als auch die seiner Theile betrifft. Die Verschiedenheit der Länge des ganzen Embryo ist derart, dass z. B. ein Embryo um mehr als die Hälfte größer sein kann als ein anderer des gleichen Stadiums; dass ferner, wenn wir verschiedene Stadien mit einander vergleichen, ein Embryo z. B. mit einem Urwirbel die gleiche Länge mit einem solchen bis zu 12 Urwirbeln besitzen kann. Noch bedeutender sind jedoch die Variationen der einzelnen Strecken des embryonalen Körpers. So finden sich bei den Längen der Strecken *a*, *c*, *g*, *i*, *k*, *l* und *m* Maxima, die bis um das Acht- und

[1] Vor dem Auftreten der ersten Urwirbel wächst nach D. Schwarz (Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbelthiere. Zeitschrift für wiss. Zoologie. 1889. Bd. XLVIII. pag. 201) der Primitivstreif, um sich später zu verkürzen.

Neunfache größer sind als die gleichsinnigen Minima. Bei den Strecken *b*, *c* und *d* sind diese Variationen weniger beträchtlich und doch schwanken sie oft um das Doppelte des jeweiligen kleinsten Werthes. Ein Vergleich verschiedener Stadien ergiebt hierbei beispielsweise Gleichheit der Strecke *b* bei Embryonen von drei mit solchen bis zu 20, der Strecke *i* bei solchen von einem bis zu 14, der Strecke *l* bei denen von drei bis zu 20 Urwirbeln. Würden bei der Aufstellung von »Normentafeln« der Entwicklung im Sinne Keibel's (14) oder von »ontogenetischen Reihen« — wie dies ja nothwendig ist — auch die Längenverhältnisse des embryonalen Körpers mit in Berücksichtigung gezogen werden, so müsste die Aufstellung des Begriffes eines »Stadiums« in Bezug auf die Länge einigen Schwierigkeiten begegnen und jedenfalls in nicht zu enge Grenzen eingeengt werden.

Es ist von Interesse, dass diese Variationen ganz allgemein in der Thierreihe sich vorzufinden scheinen, wie aus der Zusammenstellung von Oppel ersehen werden kann. In Bezug auf die Säugethiere berichtet Bonnet, »dass beim Schaf Schwankungen in der Ausbildung und Größe des Gesammtkörpers oder nur gewisser Organe bei gleichalterigen Embryonen außerordentliche und bedeutende sind. Ähnliches berichtet Keibel vom Schweine (12 u. 13).

Ich habe keine Zeit gefunden ein so großes Material, wie es dieser Arbeit zu Grunde liegt, daraufhin zu untersuchen, ob sich auch bedeutendere Variationen in der Entwicklung und Ausbildung der einzelnen Organe finden, verweise jedoch in dieser Beziehung auf die Zusammenstellung von Mehnert. Wenn man vielleicht auch nicht in allen Punkten einer so weit gehenden Anschauung über Variationen der Entwicklung wie Mehnert huldigen wird — um so jedem Beobachtungsfehler als sicheres Schutzdach die individuelle Variation zur Verfügung zu stellen — so sind von ihm doch so viele Beweise aus den Arbeiten der verschiedensten Forscher beigebracht worden, dass man an eine wirklich bestehende und weitgehende Variation der Beziehung zwischen äußerer Körperform und Organentwicklung nicht wird zweifeln können. Es wird daher auch der Schluss nicht zu gewagt erscheinen, dass den geschilderten bedeutenden Variationen der Länge auch Differenzen im inneren Aufbau der Embryonen und ihrer Organe entsprechen dürften.

Ein weiteres Interesse bietet die Frage, ob die Längen der einzelnen Strecken zu einander sowie zur Gesammtlänge des Embryo in einem bestimmten Verhältnisse stehen, d. h. also, ob die

Theile des Körpers von Embryonen des gleichen Stadiums nach einem bestimmten von anderen Stadien verschiedenen Schema und stets in gleicher Weise angeordnet sind. In dieser Beziehung wurde zunächst wiederholt betont, dass zwischen der Gesammtlänge und der Länge der Theilstrecken in fast allen Fällen keine feste Beziehung besteht. Ein Verhältnis in dem Sinne, dass von mehreren Embryonen des gleichen Stadiums der längere auch durchwegs längere Theilstrecken besitzt, ist nicht zu konstatiren. Im Gegentheil finden sich oft Embryonen — und besonders in jüngeren Stadien — bei welchen das Maximum der Länge gewisser und zwar nicht immer derselben, sondern in verschiedenen Fällen verschiedener Strecken geradezu mit dem Minimum der ganzen Länge der gleichalterigen Embryonen zusammenfällt und umgekehrt.

Daraus folgt nun auch, dass auch individuelle Variationen hinsichtlich des Verhältnisses der einzelnen Körperabschnitte zu einander bestehen. Man vermag zwar festzustellen, dass in einem bestimmten Stadium im Allgemeinen auch ein bestimmtes Verhältnis zwischen den einzelnen Abschnitten des Embryo besteht, so dass man also sagen kann, in diesem oder jenem Stadium ist eine bestimmte Strecke im Allgemeinen größer oder kleiner als diese oder jene andere. Betrachtet man z. B. in der Tabelle 3 das Verhältnis der drei Strecken *a*, *g* und *h* bei den Embryonen von drei und sechs Urwirbeln (von diesen Stadien standen sehr viele Embryonen zur Verfügung) zu einander, so ist dies bei beiden ein gerade umgekehrtes. Setzen wir nun statt der Mittelzahlen die wirklichen Werthe bei den einzelnen Embryonen (aus Tabelle 1), so bleibt zwar im Allgemeinen das Verhältnis dieser drei Größen zu einander dasselbe, aber bei jedem Embryo in verschiedenem Grade. Wenn also auch meist einem jeden Stadium auch ein bestimmtes Verhältnis der einzelnen Körperabschnitte zu einander zukommt, kommen doch bei den einzelnen Embryonen zahlreiche Variationen innerhalb der Grenzen dieses Verhältnisses vor.

Die individuellen Variationen sind nun durchaus nicht an allen Strecken und in allen Stadien gleichmäßig und in gleicher Größe vorhanden: Vorwiegend wurden sie vielmehr in den jüngsten Stadien gefunden. Auf diesen Umstand ist hinzuweisen bei den Strecken *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *g* und *h* — also sämmtlich bei Strecken, welche im vorderen Abschnitte des embryonalen Körpers gelegen sind und in welchen die Differenzirung der Organe eine viel weiter fortgeschrittene ist als in den hinteren Bezirken.

An den letzteren finden sich Variationen auch in den älteren Stadien. Dies sind aber Strecken, in welchen die Differenzirung der Organe erst beginnt: So die Strecke zwischen Urwirbelgebiet und Vorderende des Primitivstreifs und dieser selbst.

Bedeutendere individuelle Variationen in Bezug auf die Gesammtlänge des Embryo finden sich ferner auch — wie bereits erwähnt wurde und aus dem Abstande der beiden Kurven auf Tabelle 2 erhellt — nur in jüngeren Stadien.

Ferner wird auch, zu je älteren Stadien wir übergehen, das Verhältnis der einzelnen Strecken des Körpers zu einander ein viel regelmäßigeres als in jungen Stadien: Längere Embryonen des gleichen Stadiums haben denn auch durchwegs alle und nicht bloß einzelne Theilstrecken länger (in so fern diese nicht, wie der Primitivstreif, mit zunehmender Entwicklung an Länge abnehmen) und zwar auch in einem bestimmteren Verhältnisse.

Diese Thatsache des Geringerwerdens, beziehungsweise Verschwindens der individuellen Variationen und der Einstellung eines regelmäßigeren Verhältnisses zwischen den einzelnen Theilstrecken des embryonalen Körpers in den älteren Stadien spricht dafür, dass während der Entwicklung regelnde Einflüsse sich geltend machen, welche es bewirken, dass sich allmählich ein strengerer, gesetzmäßigerer Aufbau des embryonalen Körpers einstellt und daher die Variationen geringer und seltener werden.

Als solche regelnde Vorrichtungen haben wir wohl die Korrelation der sich entwickelnden Organe anzusehen. Hierfür spricht, dass die individuellen Variationen mit dem Alter des Embryo gerade in demjenigen Theile des Körpers schwinden, in welchem zuerst die Differenzirung der Organe beginnt, nämlich im vorderen und sich längere Zeit in demjenigen erhalten, in dem sie später auftritt, nämlich im hinteren. Wenn in dieser Korrelation die Ursache des allmählich sich einstellenden, gleichmäßigeren Aufbaues des Körpers gesucht wird, so steht dies durchaus nicht mit dem aus Mehnert's Zusammenstellung ersichtlichen Satze in Widerspruch (17, pag. 412), dass »eine Korrelation in der Entwicklung der einzelnen Organe nur selten eintritt«. Es kann ja trotzdem »in der Entwicklung eines jeden Organs eine mächtige Variationsbreite zu Tage treten und das zeitliche Auftreten und die zeitliche Ausbildung der Organe großen Schwankungen unterliegen«: Diese Regelung des Verhältnisses der Länge der einzelnen Körperabschnitte zu einander

kommt ja wesentlich dadurch zu Stande, dass die Organe überhaupt sich entwickeln und in ihrer Entwicklung weiter schreiten. Es ist ja auch wahrscheinlich, dass bedeutendere Variationen der Ausbildung der Organe nur in den Anfangsstadien bestehen, späterhin jedoch ihre Entwicklung ziemlich gleichmäßig weiterschreitet. Wie mächtig jedoch die gestaltenden Korrelationen sind, welche die Theile des Organismus auf einander ausüben, ist in zahlreichen Arbeiten gezeigt worden.

Diese regelnden Einflüsse machen sich nun nicht nur auf die Beziehung der einzelnen Körperabschnitte zu einander, sondern auch auf die Zunahme der Gesammtlänge geltend. His hat (9, pag. 123) den Satz aufgestellt, dass absolutes und relatives Wachsthum in jungen und alten Stadien sich umgekehrt verhalten und dass das letztere in der ersten Zeit am größten ist, in der späteren aber allmählich abnimmt. Ich zweifle nicht, dass dieser Satz im Allgemeinen richtig ist, betone aber, dass gegen seine Anwendung auf jeden Einzelfall Folgendes spricht: Würde das absolute und relative Wachsthum bei allen Embryonen sich gleichmäßig und zwar im Sinne von His verhalten, so müssten in den älteren Stadien eben so bedeutende individuelle Variationen wiederkehren, als wie sie sich in den jüngeren vorfinden. Dies ist aber, wie erwähnt wurde, nicht der Fall und man vermag diese Erscheinung nur dann zu erklären, wenn man den an sich gewiss richtigen Satz von His dahin modificirt, dass zwar absolutes und relatives Wachsthum in jungen und in alten Stadien sich umgekehrt verhalten, dass aber die Intensität dieses Wachsthums bei den verschieden großen, gleichaltrigen Embryonen auch eine relativ verschiedene ist: Embryonen, deren Keimmaterial schon in jungen Stadien zu bedeutender Länge ausgedehnt ist, wachsen später viel langsamer als solche, die in jungen Stadien eine geringere Länge besitzen und umgekehrt. Das relative Wachsthum kann hierbei trotzdem in jungen und alten Stadien ein verschiedenes sein. Aber es besteht — in Folge der das Wachsthum regelnden Einflüsse — eine Abhängigkeit der Stärke des relativen Wachsthums von der Gesammtlänge des Embryo.

In Bezug auf das Wachsthum der einzelnen Theilstrecken haben sich von wichtigeren Resultaten folgende ergeben.

Zunächst der Umstand, dass in einem gegebenen Zeitmomente die Intensität des Wachsthums an den verschiedenen Körperabschnitten auch eine verschiedene ist. In einem bestimmten Zeitpunkte

setzt sich daher der embryonale Körper aus Zonen eines verschieden regen Wachsthums zusammen: In der einen kann eine Periode des stärksten, in der anderen die eines geringen Wachsthums herrschen. Diese Thatsache hat bereits His angegeben. Nennt man nach ihm die Änderung des Geschwindigkeitswerthes (des Wachsthums) von einem Punkte zum nächstfolgenden, und zwar in derselben Zeit, »räumliches Wachsthumsgefälle«, so wird dieses bald größer, bald kleiner, je nachdem wir uns dieser oder jener Strecke nähern. »Denken wir uns z. B. auf der Oberfläche der Keimscheibe oder eines durch sie gelegten Schnittes ein System von Ordinaten errichtet, deren Längen je den entsprechenden Wachsthumsgeschwindigkeiten der Fußpunkte proportional sind, so erhalten wir durch die Verbindung der Ordinaten eine gekrümmte Fläche oder bei Durchschnitten eine gekrümmte Linie. Diese Fläche oder Linie wird an verschiedenen Stellen verschieden stark gegen die Grundebene oder die Abscissenachse geneigt sein, wir werden an ihr Strecken eines größeren und solche eines geringeren Gefälles beobachten, sowie Punkte, wo das Gefälle aus dem abnehmenden ein zunehmendes wird und umgekehrt.

Ein weiterer fast allen Strecken gemeinsamer Umstand ist der, dass ihr Wachsthum kein stetig zunehmendes ist. Die Kurven desselben zeigen keinen gleichmäßigen Anstieg, sie sind vielmehr durch Senkungen unterbrochen, also mehr terrassenförmig. Das Wachsthum der einzelnen Körperabschnitte in die Länge zeigt daher keine gleichmäßige Zunahme (oder Abnahme), vielmehr wechseln Perioden einer stärkeren mit denen einer geringeren Wachsthumsintensität. Das Wachsthum der Gesammtlänge des Embryo sowie der einzelnen Körperabschnitte desselben ist daher als ein periodisches, bald mehr bald weniger zunehmendes, zu bezeichnen.

Es ist schwer, für diese Art des Wachsthums eine Erklärung zu finden. Das periodische Wachsthum der einzelnen Körperabschnitte des Embryo lässt sich mit großer Wahrscheinlichkeit auf folgende Thatsache zurückführen: Die Wachsthumsenergie ist, wie bereits ausgeführt wurde, in einem gegebenen Momente an verschiedenen Punkten und zu verschiedenen Zeitmomenten an dem gleichen Punkte eine ungleiche. Wechselt also die Wachsthumsenergie räumlich und zeitlich, so besteht wahrscheinlich eine Beziehung in dem Sinne, dass das momentane Plus an Wachsthumsenergie der einen Strecke (in der einen oder anderen Richtung) ein Minus für die einer anderen bedeutet.

Das periodische Wachsthum der Gesammtlänge jedoch, d. h. also das abwechselnde Auftreten von Phasen größeren und geringeren Längenwachsthums des ganzen embryonalen Körpers, lässt sich vielleicht durch das jeweilig stärkere oder geringere Wachsthum in die Breite und Höhe erklären. So wahrscheinlich es auch ist, dass solche Beziehungen bestehen, lässt sich nicht verhehlen, dass die letzten — wohl schwer ergründbaren Ursachen sowohl dieses Wechselverhältnisses als auch des periodischen Wachsthums überhaupt uns bis heute noch unbekannt sind.

Den im Vorstehenden angeführten Resultaten dieser Arbeit ließen sich gewiss noch weitere hinzufügen, wenn die Untersuchungen auch auf das Wachsthum nach den verschiedenen Richtungen hin, sowie auf ältere Stadien, als sie dieser Arbeit zu Grunde liegen, und vor Allem auf ein den verschiedensten Thierklassen entnommenes Material ausgedehnt würden. Wir erhielten auf diesem Wege weitere Aufschlüsse nicht nur in Bezug auf das Verhalten der individuellen Variationen und der Art des Wachsthums, sondern auch für die Gewinnung von Vergleichspunkten für die Aufstellung von ontogenetischen Reihen mit Rücksicht auf Körperform und Körpergröße. Wie wenig Material speciell über diesen letzten Punkt vorliegt, erhellt aus Oppel's Arbeit (18, pag. 76), der »über die Vergleichung der Größe von mittleren und jungen Embryonalstadien nichts vorfinden konnte« und dessen »Tabellenmaterial diesen Punkt betreffend daher nur spärlich ist«.

Über die Gesetze des embryonalen Wachsthums sind unsere Kenntnisse noch sehr mangelhafte. Auf dem Wege exakter und ausgedehnter messender Untersuchung lässt sich hoffen, ihnen sowie vielleicht jenem schwierigen Probleme näher zu kommen, wie es das der formbestimmenden Principien ist.

Prag, im April 1896.

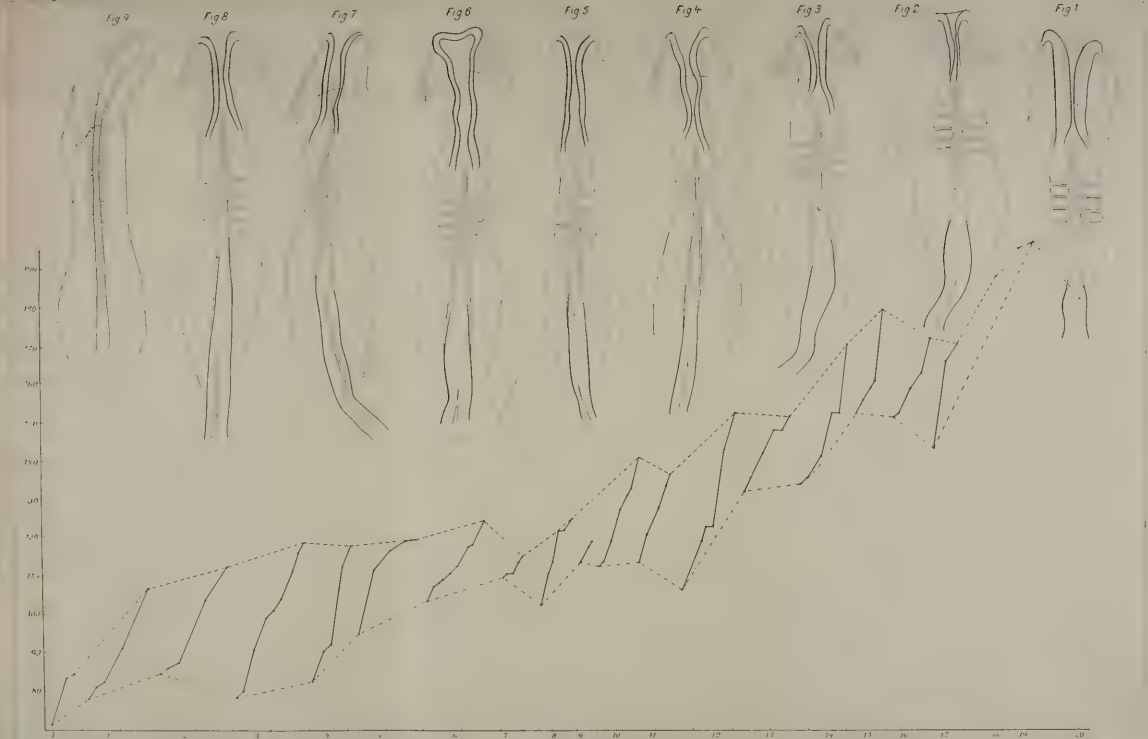
Litteraturverzeichnis.

1) Bonnet, Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1884.
2) —— Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1889.
3) Bronn, Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. 4. Abtheilung. Vögel. Leipzig 1891.
4) Duval, Atlas d'embryologie. Paris 1889.
5) Foster und Balfour, Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. Theil. Leipzig 1876.
6) Froriep, Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Archiv für Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. 1882.
7) Gasser, Der Primitivstreif bei Vogelembryonen. Kassel 1879.
8) Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1876.
9) His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.
10) —— Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.
11) —— Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1877.
12) Keibel, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. I. Morphologische Arbeiten. Bd. III. 1894.
13) —— Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. II. Morphologische Arbeiten. Bd. V. 1895.
14) —— Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Anatom. Anzeiger. Bd. XI. Nr. 8. 1895.
15) Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1882.
16) —— Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1884.
17) Mehnert, Die individuelle Variation des Wirbelthierembryo. Morpholog. Arbeiten. Bd. V. 1895.
18) Oppel, Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbelthieren. Jena 1891.
19) Rabl, Theorie des Mesoderms. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XV. 1889.
20) van Wijhe, Über die Mesodermsegmente des Rumpfes. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Fig. 1—8. Entenembryonen von drei Urwirbeln. Vergr. 30.
Fig. 9. Ein (abnormer) Entenembryo mit 17 Urwirbeln.
Tabelle. Siehe Text (pag. 379).



Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith Anst v E A Funke Leipzig

Zur Morphologie der Dammmuskulatur.

Von

Dr. H. Eggeling,

Zürich.

Mit Tafel XI—XII und 10 Figuren im Text.

In einer früheren Publikation schilderte ich die Dammmuskulatur einer größeren Anzahl weiblicher und männlicher Beutelthiere, die mir zur Präparation zur Verfügung standen. Die eigenen Beobachtungen wurden vervollständigt durch zahlreiche in der Litteratur vorhandene Angaben über diese Muskelgruppe der Marsupialier. Die allgemeinen Gesichtspunkte, die mich bei diesen Untersuchungen führten, sind in der Einleitung zu der genannten Arbeit ausführlich dargelegt. Als Ziel derselben stellte ich hin, die Entstehungsweise des hochdifferenzirten menschlichen Dammmuskelkomplexes auf dem Wege vergleichend-anatomischer Forschung zu erklären. Ich hoffte bei einer derjenigen Thierformen, die den hypothetischen Vorfahren des Menschengeschlechts am nächsten stehen, ein primitives Ausgangsstadium zu finden, und auf dieser Grundlage bei phylogenetisch höher stehenden Thiergruppen die einzelnen Umbildungen bis zu den komplicirten Verhältnissen beim Menschen verfolgen zu können. Das Verständnis und die Beurtheilung der letzteren sollte dadurch erleichtert werden.

Ich begann meine Untersuchungen an den Beutelthieren. Die weiblichen Thiere dieser Gruppe besitzen noch eine vollständige Kloake, in die Enddarm und Ausführwege des Urogenitalapparates gemeinsam einmünden. Dadurch erschienen dieselben besonders geeignet zum Ausgangsmaterial. Meine Erwartungen wurden nicht enttäuscht. Bei den verschiedenen Weibchen, die ich persönlich zu untersuchen Gelegenheit hatte, fanden sich im Ganzen nur wenig von

einander abweichende Zustände. Die Zurückführung derselben auf einen einzigen zu Grunde liegenden Typus bot keine erheblichen Schwierigkeiten dar. Eben dieser bei allen weiblichen Exemplaren zu Tage tretende Grundtypus erschien vorzüglich geeignet als Ausgangspunkt unserer Erörterungen zu dienen.

Um das Verständnis der vorliegenden Arbeit zu erleichtern, gebe ich in kurzen Umrissen die wichtigsten Resultate meiner Untersuchungen an den Beutelthieren hier wieder. Was zunächst den Begriff der Dammmuskulatur betrifft, so verstehe ich darunter diejenigen aus quergestreiften Elementen bestehenden Muskeln am Beckenausgang, die zu den Eingeweiden des letzteren in Beziehung stehen. Wenn wir aber eine derartig begrenzte Muskelgruppe beim Menschen aufklären, deren Homologa und ihre genetischen Beziehungen bei niedrig stehenden Thierformen aufsuchen wollen, so leuchtet ein, dass wir bei den Thieren nicht bloß die Dammmuskulatur in den Grenzen der eben angeführten Definition berücksichtigen dürfen. Vielmehr ist es erforderlich, bei diesen auch einer Reihe benachbarter, durch ähnliche Funktion, entsprechenden Faserverlauf, gleichartige Innervation ausgezeichneter Muskeln unsere Aufmerksamkeit zu schenken. Aus diesem Gesichtspunkte erklärt es sich, dass ich bei den Marsupialiern eine Anzahl von Muskeln beschrieben habe, die bei diesen gar keine Beziehungen zu Enddarm und Urogenitalorganen besitzen. Eine genaue Betrachtung der Muskulatur ist untrennbar von dem Studium derjenigen Körperbestandtheile, zu denen die einzelnen Muskeln in Beziehung stehen. Wir müssen desshalb fernerhin unsere Aufmerksamkeit richten auf die Skelettheile, die den Muskeln zu Ursprung und Ansatz dienen, sowie auch auf die Eingeweide, die von ihnen umschlossen und in ihrer Funktion beeinflusst werden. Veränderungen in der Gestalt des Beckens und der Schwanzwirbel, Verschiedenheiten in den gegenseitigen Lageverhältnissen von Enddarm und Ausführwegen des Urogenitalapparates werden nicht ohne Einfluss bleiben auf die Formen der am Beckenausgang gelegenen Muskeln.

Ausgehend von diesen Überlegungen beginnen wir unsere Beobachtungen an den Beutelthieren mit der Schilderung ihres Beckens. Selbstverständlich kann hier von einer erschöpfenden Darstellung desselben keine Rede sein, eben so wenig wie späterhin bei der Erörterung der Lageverhältnisse von Enddarm und Urogenitaltractus und der allmählichen Umbildung des letzteren. Bei näherem Eingehen auf diese Punkte ergiebt sich eine Fülle von Fragen, die nur durch

Specialuntersuchungen gelöst werden können. Außerdem liegen diese Dinge dem Ziel der vorliegenden Untersuchung durchaus fern.

Wie in meiner früheren Arbeit hebe ich auch hier, um Missverständnisse möglichst auszuschließen, hervor, dass ich mir bei der Anwendung der Ausdrücke sagittal, transversal, horizontal, auf- und absteigend das Thier, in erster Linie sein Becken, in aufrechter Stellung wie beim Menschen denke. Die übrigen topographischen Bezeichnungen, dorsal, ventral, lateral, medial, caudal, cranial wurden in der üblichen Weise gebraucht. Bezüglich der Topographie am Penis und den entsprechenden weiblichen Schwellkörpern ist zu bemerken, dass ich die Richtung nach der Glans penis s. clitoridis hin als caudal, nach der Peniswurzel hin als cranial bezeichne.

Das Verständnis meiner Auseinandersetzungen wird vielleicht erleichtert, wenn ich noch einige Worte darüber hinzufüge, in welcher Weise ich in der Mehrzahl der Fälle die Präparation meines Materials in Angriff nahm. Ich begann mit dem Studium der äußeren Lagerungsverhältnisse vom Schwanz her gesehen. Dabei legte ich die Beckengegend durch einen unter den Rücken des Thieres geschobenen Holzkeil hoch, fixirte den Schwanz in starker Dorsalflexion auf der einen Seite des stützenden Holzblockes, die hinteren Extremitäten auf der anderen Seite unter starker Annäherung derselben an die Bauchseite des Thieres und erhielt so ein völlig freies Präparationsfeld. Nach Entfernung der deckenden Hautpartien ging ich von hier aus in die Tiefe. Es versteht sich von selbst, dass in zahlreichen Fällen diese Präparationsmethode nicht ausreichte zur Aufklärung aller Verhältnisse. Desshalb sah ich mich häufig veranlasst, durch Spaltung der Symphyse und Auseinanderziehen der beiden Beckenhälften lateralwärts oder auch durch Resektion eines Theiles der seitlichen Beckenwandungen einen besseren Überblick zu suchen. In manchen Fällen führte auch die Untersuchung vom Beckeneingang her nach Eröffnung der Bauchhöhle zum Ziele. Dem Verlauf meiner Darstellung wird man aber jedenfalls am besten folgen können, wenn man sich die Thiere in der oben angegebenen Lage fixirt denkt.

Der Beckenring der Beutelthiere setzt sich zusammen aus den paarigen Ossa pubis, Ossa ischii, Ossa ilium und dem unpaaren Os sacrum. Letzteres besteht mit nur wenigen Ausnahmen aus zwei bis drei unter einander verschmolzenen Wirbeln. Die Gestalt des Os ilium ist für unsere Untersuchungen belanglos. Das Os ischii stellen wir

uns am klarsten vor als eine horizontale Knochenleiste, von deren beiden Enden in etwa rechtem Winkel je ein Ast nach oben abbiegt. Wir unterscheiden danach am Os ischii einen horizontalen Ast und zwei aufsteigende Äste, von denen wir den einen den dorsalen, den andern den ventralen nennen. Am dorsalen aufsteigenden Ast findet sich die Spina ischiadica, ein Vorsprung von wechselnder Stärke bei den verschiedenen Arten. Eine Wulstung am dorsalen Theil des horizontalen Sitzbeinastes bildet das Tuber ischii. Der dorsale aufsteigende Sitzbeinast ist länger als der ventrale. Er betheiligt sich an der Bildung der Pfanne für den Gelenkkopf des Femur. Der ventrale aufsteigende Sitzbeinast tritt in der Mittellinie mit demselben der anderen Seite zur Bildung einer Sitzbeinsymphyse zusammen. Nach oben schließt sich an ihn das Os pubis an. Letzteres besteht ebenfalls aus einer horizontalen Knochenleiste, dem horizontalen Schambeinast. Von dessen ventralem Ende erstreckt sich der absteigende Schambeinast nach unten zur Vereinigung mit dem ventralen aufsteigenden Sitzbeinast, ebenfalls in annähernd rechtem Winkel abbiegend. Das dorsale Ende des horizontalen Schambeinastes hilft die Hüftgelenkspfanne bilden. Der absteigende Schambeinast verbindet sich ebenfalls mit dem der anderen Seite zu einer medianen Schambeinsymphyse. Wir finden also bei den Beutelthieren eine außerordentlich breite Schambeinsitzbeinsymphyse. Ein Schoßbogen, wie wir ihn am menschlichen Becken sehen, fehlt oder ist nur ganz flach, da die beiden ventralen aufsteigenden Sitzbeinäste in nahezu rechtem Winkel von den horizontalen Sitzbeinästen abbiegen und sich mit einander in der Symphyse verbinden.

Von besonderer Wichtigkeit erscheinen Verschiedenheiten in der Stellung der horizontalen Sitzbeinäste. Bei einer Anzahl Marsupialier sind dieselben stark divergent zu einander gestellt, lateralwärts, nach außen gerichtet und bedingen, dass die größte Achse des ovalen Beckenausgangs in transversaler Richtung den Körper durchzieht. Bei anderen Formen finden wir die horizontalen Sitzbeinäste stark nach innen gewandt, der Mittellinie genähert. Dadurch kommt die größte Achse des Beckenausgangs in die Richtung des sagittalen Körperdurchmessers zu liegen.

Was nun die Eingeweide des Beckenausgangs betrifft, so haben wir bereits erwähnt, dass bei den weiblichen Beutelthieren Enddarm und Urogenitalkanal in eine gemeinsame Kloake münden. Bei den männlichen Thieren öffnet sich der Enddarm direkt nach

außen. Dicht neben dem Anus, ventral von demselben, findet sich der Penis, der den Ausführgang des Urogenitalkanals enthält.

Hervorzuheben ist ferner, dass bei sämmtlichen Beutelthieren nach Entfernung der Haut und Freilegung der Dammmuskulatur Enddarm und Urogenitalkanal weit aus dem Beckenausgang heraushängen. Dies ist bei den männlichen Thieren noch in viel höherem Maße der Fall als bei den weiblichen. Im Übrigen bestehen geringgradige Unterschiede bei den verschiedenen Species.

Nach dieser vorbereitenden Betrachtung wenden wir uns der Untersuchung der muskulösen Gebilde zu und beginnen mit der Beschreibung unseres Befundes bei Phalangista vulpina ♀ (vgl. Tafel XI, Fig. 1). Wir finden hier den Grundtypus, auf welchen wir alle anderen Verhältnisse zurückführen können, am klarsten ausgeprägt.

Vorauszuschicken ist, dass bei Phalangista die horizontalen Sitzbeinäste stark nach außen, lateralwärts gewandt sind, der längste Durchmesser des Beckenausgangs also in transversaler Richtung liegt.

Wir unterscheiden hier unter den Muskeln am Beckenausgang, so weit dieselben in den Kreis unserer Untersuchungen mit einbezogen werden müssen, vier Gruppen, die genetisch völlig unabhängig von einander erscheinen. Wir finden einen M. sphincter cloacae (Fig. 1 *Sph.c.c.*), der in ringförmigen Zügen die Kloake umgiebt. Derselbe ist in zwei dünne Schichten gesondert. Die oberflächliche Muskellage umschließt Enddarm und Urogenitalkanal gemeinsam von ihrem caudalen Ende an bis in die Höhe des ventralen Beckenrandes, also der horizontalen Sitzbeinäste. Die tiefere Schicht ist stets etwas schmaler als die oberflächliche. Zwischen beiden liegt lockeres Fettgewebe und Analdrüsen. Der Muskel steht durch zarte bindegewebige Züge in Verbindung mit dem ventralen Knochenrand des Beckenausgangs, sowie dorsalwärts mit den ersten Schwanzwirbeln. Seine Innervation erfolgt von außen her aus dem N. pudendus.

In der zweiten Gruppe fassen wir drei nicht deutlich von einander gesonderte Muskeln zusammen, die aus dem Beckeninnern heraus nach dem Schwanze hinziehen. Der M. ischio-pubo-caudalis (Fig. 1 *M.i.p.c.*) entspringt fast in der ganzen Länge der Schambeinsitzbeinsymphyse, also vom ventralen aufsteigenden Sitzbeinast sowie vom absteigenden Schambeinast, weiterhin aber auch vom horizontalen Schambeinast. Eng an diese Ursprungslinie sich anschließend, nur durch den Durchtritt des N. obturatorius von derselben getrennt, entspringt der M. ilio-caudalis (Fig. 1

M.il.c.) längs der Linea arcuata interna des Os ilium bis in die Gegend der Ilio-sacralverbindung. An dieser Stelle markirt ein schmaler Spalt die Trennung gegen den M. sacro-caudalis (Fig. 1 *M.s.c.*), welch letzterer vom lateralen Theil der Sacralwirbelkörper und, von einem zum anderen überspringend, auch von den ersten Caudalwirbeln seinen Ursprung nimmt. Von dieser weiten Ursprungslinie aus ziehen die Fasern der drei Muskeln aus dem Becken heraus dem Schwanz zu. Auf diesem Wege tauschen sie mehrfach Muskelbündel mit einander aus, so dass eine deutliche Trennung wie am Ursprung der Muskeln nicht mehr möglich ist. Auch die Insertion am Schwanz ist eine gemeinsame. Ein Theil der Muskelfasern geht über in breite flächenhafte Endsehnen, die in mehreren Schichten angeordnet sind. Zwischen diesen aponeurotischen Schichten laufen zahlreiche, ganz feine rundliche Sehnen, die den übrigen Theilen des Muskelkomplexes entstammen. Dieselben befestigen sich einzeln und nach einander an den Resten der Hämalbogen der Schwanzwirbel. Alle drei Muskeln werden von innen heraus aus dem Plexus ischiadicus innervirt. Sie sind mit dem Enddarm und Urogenitalkanal nur durch lockeres Bindegewebe verbunden und wirken offenbar im Wesentlichen auf den Schwanz, den sie dem Beckenausgang nähern, also ihn senken.

Von dieser Muskelgruppe völlig gesondert steht der M. spinoso-caudalis (Fig. 1 *M.sp.c.*). Derselbe entspringt am dorsalen aufsteigenden Sitzbeinast in der Gegend der Spina ischiadica, breitet sich von da an fächerförmig aus und inserirt an den Seitenfortsätzen der ersten vier bis fünf Schwanzwirbel. Er wird wie die vorgenannten drei Muskeln von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirt. Seine Faserrichtung steht nahezu senkrecht auf der des Dreimuskelkomplexes. Seine Wirkung besteht in einer Seitwärtsbewegung des Schwanzes, während die Mm. ischio-pubo-, ilio- und sacro-caudalis eine Senkung desselben ausführen. Auch diese Verschiedenheit der Funktion spricht für eine gesonderte Stellung des M. spinoso-caudalis.

Endlich sind zu erwähnen zwei aus glatten Elementen bestehende Muskeln. Der M. caudo-rectalis (Fig. 1 *M.c.r.*) löst sich innerhalb des Beckens von der äußeren glatten Längsmuskulatur des Darmes los und zieht nach dem Schwanz hin, wo er in der Medianlinie an der oberflächlichen Fascie sich befestigt. Der M. retractor cloacae ist paarig. Zu beiden Seiten der Mittellinie entspringen seine Fasern mit schmaler Sehne an der inneren Beckenfläche der Sacralwirbel, verbreitern sich allmählich und gehen auf

den lateralen Flächen von Urogenitalsinus und Enddarm in deren glatte Muskelwand über[1].

Diesen Befund deutete ich folgendermaßen: Die beobachteten beiden dünnen Muskelschichten, die mit ringförmigen Zügen die Kloake umgeben, sind Differenzirungsprodukte eines ursprünglich einheitlichen M. sphincter cloacae. Dieselben sind aus letzterem entstanden, dadurch dass sich zwischen seine Fasern die mächtig sich entfaltenden Analdrüsen einschoben. Neben diesen entwickelte sich reichliches Fettgewebe und vollendete die Trennung der beiden Muskellagen. Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung sehe ich in muskulösen Verbindungsfasern zwischen beiden Schichten, wie sie von mir bei Dasyurus maugei ♂, bei Phascolarctos cinereus ♂ von Young beobachtet wurden.

Zunächst müssen wir davon ausgehen, dass der ursprüngliche, einfache M. sphincter cloacae, eben so wie sein erstes Differenzirungsprodukt bei Phalangista vulpina ♀, mit den knöchernen Theilen des Beckenausgangs durch Bindegewebsfasern in Verbindung steht. Ob sich in einem derartigen Verhalten ein primitiver Zustand ausdrückt, müssen erst weitere Untersuchungen lehren.

Die Mm. ischio-pubo-caudalis, ilio-caudalis und sacro-caudalis stehen in engstem Zusammenhang, der von mir zunächst als ein genetischer angesehen wurde. Es muss allerdings zugegeben werden, dass ihre engen Beziehungen und der Austausch von Muskelbündeln Folgen sekundärer Anpassung an die gemeinsame Funktion sein können. Auch hierüber werden nur erneute Untersuchungen an niedriger stehenden Thierformen und an einem reich-

[1] Bei der Wiederaufnahme meiner Untersuchungen kommt mir zum Bewusstsein, dass ich in der Bezeichnung der glatten Muskulatur am Damm der Beutelthiere durch meine Dissertation eine Verwirrung verursacht habe. Ich beschrieb als M. recto-coccygeus den jetzt als M. caudo-rectalis bezeichneten unpaaren Muskel. Letzterer Name wurde von Strauss-Durckheim zuerst für einen entsprechenden Muskel der Katzen angewandt und scheint mir geeigneter als der sonst in der Anatomie der Säugethiere gebräuchliche Ausdruck »Afterschweifband«. Die Bezeichnung als Band deutet nicht gerade auf einen glatten Muskel hin. Die Beziehungen meines M. retractor cloacae zum M. recto-coccygeus Treitz werden sich im Verlauf der weiteren Darstellung leicht ergeben. Es genügt schon hier der Hinweis, dass der M. recto-coccygeus des Menschen noch unter folgenden anderen Benennungen aufgeführt wird: M. retractor recti Treitz, Tensor fasciae pelvis Kohlrausch, suspenseur du rectum Béraud, Fasciculum sacro-coccygeum s. adjutorium internum Lesshaft (vgl. Roux, l. c. 27, pag. 729).

licheren Marsupialiermaterial sichere Antwort geben. So viel steht jedoch fest, dass der Dreimuskelkomplex als deutlicher Schwanzmuskel einen durchaus anderen morphologischen Werth als der M. sphincter cloacae besitzt und wohl von letzterem zu trennen ist. Diese Feststellung ist den folgenden Ausführungen zu Grunde gelegt.

Der M. spinoso-caudalis hat mit dem Dreimuskelkomplex nichts als die Innervation gemein. Funktion wie Faserverlauf beider sind durchaus verschieden. Es geht daraus die morphologische Sonderstellung jedes derselben hervor.

So weit der grundlegende Befund, auf welchen wir die weiteren Differenzirungsvorgänge der Dammmuskulatur aufbauen müssen.

Wir verfolgen am besten getrennt die Umbildungen jedes einzelnen in Betracht kommenden Muskels bei den Beutelthieren. In wie weit dieselben einseitige Entwicklungszustände der Marsupialier oder wichtige Grundlagen für weitere Umbildungen bei phylogenetisch höher stehenden Thiergruppen darstellen, kann erst die spätere Vergleichung mit diesen erweisen.

An den Befund bei Phalangista vulpina ♀ schließt sich der bei Halmaturus Bennetii ♀ an. Hier sind die horizontalen Sitzbeinäste der Medianlinie genähert, der Beckenausgang also in transversaler Richtung verengt. Dadurch kommt eine starke Annäherung des M. sphincter cloacae an den caudalen Rand der horizontalen Sitzbeinäste zu Stande. In demselben Sinne wirkt bei dieser Form eine beträchtliche Volumzunahme der Analdrüsen. An der Gestalt des M. sphincter cloacae hat sich bei Halmaturus Bennetii ♀ nichts Wesentliches geändert.

Auch bei Dasyurus maugei ♀ (vgl. Taf. XI Fig. 2) sind die horizontalen Sitzbeinäste nach der Mittellinie hin verschoben, die Analdrüsen kräftig entwickelt. Hier hat sich jetzt auf jeder Seite des M. sphincter cloacae, und zwar von dessen äußerer Schicht, ein flaches Muskelbündel losgelöst. Dieser kleine Muskel zieht von der Seite der Kloake schräg lateral- und cranialwärts. Auf diesem Wege verschmälert er sich erheblich und erhält dadurch etwa fächerförmige Gestalt. Er inserirt im ventralen Drittel des caudalen Randes am horizontalen Sitzbeinast nahe der Symphyse. Wir bezeichnen ihn als M. ischio-cavernosus (Fig. 2 *M.i.c.*), da er zwischen dem Os ischii und den in den Wandungen des Urogenitalkanals verborgenen Schwellkörpern hinzieht. Damit ist ein zweites Differenzirungsprodukt des M. sphincter cloacae aufge-

treten, wenn wir dessen Trennung in eine oberflächliche und tiefe Lage als das erste ansehen. Die Entstehung dieses M. ischio-cavernosus führen wir zurück auf die stattgefundene Annäherung zwischen M. sphincter cloacae und horizontalen Sitzbeinästen, wodurch eine zunächst wenig bedeutungsvolle Festheftung von Muskelfasern am Knochenrand ermöglicht wurde. Mit der Ausbildung einer Funktion entstand aus dieser Anfangs zufälligen Einrichtung ein bleibendes Muskelgebilde.

Auch an der tiefen Sphincterschicht ist bei Dasyurus maugei ♀ eine Veränderung zu konstatiren. Dieselbe ist viel schmäler als die oberflächliche. Sie bildet keinen völlig geschlossenen muskulösen Ring mehr, sondern besteht nur in der Cirkumferenz des Enddarmes aus Muskelfasern. Diese gehen auf beiden Seiten desselben in eine Sehne über, die die ventrale Fläche des Urogenitalsinus überkleidet. Ich erkläre mir diese Erscheinung durch eine Rückbildung der muskulösen Theile und Ersatz derselben durch sehnige Fasern. Möglicherweise steht dieser Vorgang in Verbindung mit der zunehmenden Entwicklung von Schwellkörpern in der ventralen Wandung des Urogenitalsinus.

Hiermit ergiebt sich ein Übergang zu den Befunden bei männlichen Thieren.

Bei diesen erscheint die oberflächliche Sphincterschicht erheblich breiter als bei den Weibchen. Es hängt dies damit zusammen, dass der Enddarm und die Ausführwege der Urogenitalorgane bei den Männchen erheblich weiter aus dem Beckenausgang heraushängen als bei den weiblichen Thieren.

Bei den männlichen Marsupialiern besteht keine Kloake mehr. Der Ausführweg des Urogenitalapparates und der Enddarm haben sich von einander gesondert. Beide liegen aber so nahe neben einander, dass wir den sie gemeinsam umschließenden Muskel der Übereinstimmung wegen besser noch als M. sphincter cloacae bezeichnen. An der ventralen Seite des Urogenitalsinus sind bei den Männchen mächtige Schwellkörper entstanden und durch deren Längenausdehnung erklärt sich jedenfalls zum Theil, dass Urogenitalkanal und Enddarm bei den männlichen Thieren noch bedeutend weiter aus dem Beckenausgang heraushängen als bei den weiblichen. Wir sahen bereits, dass bei den letzteren der Sphincter-muskel in der Regel die Beckeneingeweide von ihrem caudalen Ende an in das Becken hinein bis in die Höhe der horizontalen Sitzbeinäste umkleidet. Entsprechend der Verlängerung des Darmes

und der starken Entfaltung der Schwellkörper ist der M. sphincter cloacae bei den Männchen bedeutend in die Breite gezogen worden. Derselbe behielt seine craniale Grenze bei, während deren Abstand von der caudalen sich erheblich vergrößerte. Damit zugleich geschieht eine Verdünnung der schon von vorn herein ziemlich schwachen Muskelschicht und Umordnung einzelner Fasern aus der rein cirkulären in eine schräge, ja sogar der Längsachse des Darmes parallele Richtung.

Die innere Schicht des M. sphincter cloacae ist bei den männlichen Thieren ganz schmal und dünn. Sie besteht auch hier, wie bei Dasyurus maugei ♀ aus einem muskulösen und einem sehnigen Theil, welch letzterer auf der ventralen Seite des Penis liegt (vgl. Taf. XI Fig. 3 *Sph.c.e.t.*).

Im Zusammenhang mit der stärkeren Entwicklung der Schwellkörper der männlichen Thiere sind Theile der beiden Schichten des M. sphincter cloacae mit denselben in Beziehung getreten. In Anpassung an neu entstehende Aufgaben der Funktion sind Muskelgebilde entstanden, die wir bei den weiblichen Thieren vermissen.

Wir finden den Penis der männlichen Beutelthiere zusammengesetzt aus zwei Corpora cavernosa penis, die in der Mittellinie mit einander verbunden sind, und einem diesen beiden eng anliegenden Corpus cavernosum urethrae oder Corpus spongiosum (Fig. 3 *c.c.u.*). Auch letzteres ist offenbar aus Verschmelzung einer paarigen Anlage entstanden. Für diese Ansicht spricht der Umstand, dass es sich an seinem cranialen Ende in zwei Arme theilt, die mit einer kolbigen Auftreibung endigen. Es sind dies die beiden Crura und Bulbi des Corpus spongiosum. Eben so läuft auch jedes der verschmolzenen Corpora cavernosa penis nach dem cranialen Ende hin in ein selbständiges Crus aus und schließt mit einer kolbenförmigen Erweiterung, dem Bulbus corporis cavernosi penis, ab. Wir finden also zwei Paare von Bulbi, von denen die dem Corpus cavernosum penis angehörenden die erheblich größeren sind. Alle vier Bulbi sind von Muskelfasern umhüllt, die in cirkulären Zügen angeordnet, die Kompression derselben besorgen. Die Bulbi des Corpus spongiosum liegen frei im Fettgewebe ohne festere Verbindung mit Skelettheilen, unter der oberflächlichen Sphincterschicht verborgen. Die Fasern ihrer Muskelumhüllung endigen an der sehnigen Albuginea des Corpus spongiosum. Diesen M. compressor bulbi corporis spongiosi (Fig. 3 *b.c.c.u.*) leiten wir von der inneren Schicht des M. sphincter

cloacae ab. Wir denken uns, dass die sich entfaltenden Bulbi einen Theil der dünnen inneren Sphincterschicht vor sich hergeschoben und sich in dieselbe hineingestülpt haben, bis sie allseitig von ihr umgeben wurden. Im Zusammenhang mit der Funktion wird diese Muskelkapsel sich kräftiger entwickelt und die Verbindung mit den spärlichen Resten der inneren Sphincterschicht verloren haben. Durch analoge Vorgänge erhielten die Cowper'schen Drüsen, die bei den männlichen Beutelthieren in kräftiger Entwicklung und bei den verschiedenen Species wechselnder Zahl gefunden werden, eine muskulöse Umhüllung (Fig. 3 *gla.C.*). In ganz ähnlicher Weise drängten auch die Bulbi corporis cavernosi penis, die am caudalen Rande des Sphinctermuskels, nahe den horizontalen Sitzbeinästen zu mächtiger Ausbildung gelangten, beide Sphincterschichten vor sich her. Von ihnen wurden sie mit muskulöser Umhüllung versehen und traten auf jeder Seite mit dem M. ischio-cavernosus, wie wir ihn bei Dasyurus maugei ♀ fanden, in Verbindung. Der letztere ging in die Muskelkapsel der Bulbi auf. Der Zusammenhang mit den Sphincterschichten ging eben so wie bei dem M. compressor bulbi corporis spongiosi verloren. Reste der ursprünglichen Verbindung konnte ich nur noch bei Dasyurus maugei ♂ finden, bei welchem vereinzelte Muskelfasern von der aponeurotischen Bedeckung der Crura corporis cavernosi penis zur oberflächlichen Sphincterschicht zogen. Dagegen bleibt die Verbindung des in die Muskelumhüllung aufgegangenen M. ischio-cavernosus mit dem horizontalen Sitzbeinast erhalten und gelangt zu stärkerer Ausbildung. Die den Bulbus corporis cavernosi penis umgreifenden Muskelfasern besitzen Ursprung und Ansatz in einer kräftigen Sehne, die am caudalen Rand des horizontalen Sitzbeinastes in dessen ventralem Drittel nahe der Symphyse sich befestigt. Diese Sehne ist bei den verschiedenen untersuchten Exemplaren von wechselnder Länge. Die Bulbi corporis cavernosi penis sind bei den meisten bekannten Beutelthieren nicht direkt mit dem Beckenknochen verbunden, sondern nur durch die Endsehne ihres Muskels fixirt. Den letzteren bezeichnen wir nach dem Vorgang englischer Forscher als M. erector penis. Dessen Benennung als M. ischio-cavernosus ist nicht für alle Beutelthiere angängig, wesshalb wir von einer solchen Abstand nehmen, obgleich sie durch die Mehrzahl der Befunde wohl begründet erscheint. Bei einigen männlichen Marsupialiern sind nämlich die muskelumhüllten Bulbi des Corpus cavernosum penis frei, ohne jede Verbindung mit dem Sitzbein. Wir müssen annehmen,

dass ein derartiger Befund von einem weiblichen abzuleiten ist, bei dem wie bei Phalangista vulpina und canina sowie bei Didelphys virginiana kein M. ischio-cavernosus vorhanden ist. Die sich ausdehnenden Crura hätten also nur den Sphincter ausgestülpt und von diesem allein ihre Muskelbekleidung erhalten. Solche Verhältnisse fanden sich nach meinen Untersuchungen nur bei Phascolarctos cinereus, weiterhin aber auch bei Phalangista maculata nach Cunningham und im Gegensatz zu meinen Befunden bei Didelphys virginiana nach Cowper. Auf der ventralen Seite des Penis liegt bei den männlichen Beutelthieren ein quergestreifter M. levator penis (Fig. 3 *M.l.p.*). Er entspringt von der sehnigen Hülle des Crus corporis cavernosi penis und läuft auf dem Rücken des Penis neben dem entsprechenden Muskel der anderen Seite hin. Beide inseriren neben einander an der Wurzel der Glans penis. Auch diese Muskelgebilde denke ich mir aus dem M. sphincter cloacae und zwar aus dessen innerer Schicht entstanden. Ich erwähnte bereits bei der Beschreibung des oberflächlichen Sphinctermuskels eine Umordnung von Fasern desselben in schräge und longitudinale, der Längsachse des Darmes parallel laufende Bündel. Dieselben Vorgänge haben voraussichtlich an der inneren Lage des Sphincter stattgefunden. Durch stärkere funktionelle Inanspruchnahme longitudinaler Fasern sind dann jedenfalls die Mm. levatores penis entstanden.

Es ist hervorzuheben, dass diese Muskeln ausnahmslos bei denjenigen männlichen Marsupialiern sich finden, die eine gespaltene Glans penis besitzen, also als eine Eigenthümlichkeit dieser Formen erscheinen.

Im Vergleich mit den eben erörterten zahlreichen Verschiedenheiten in der Gestalt des M. sphincter cloacae bei den einzelnen Species der Beutelthiere finden wir an dem Dreimuskelkomplex nur geringgradige Unterschiede. Es gelang uns festzustellen, dass die Ausdehnung seiner Ursprungslinie bei den verschiedenen Thieren in Beziehung steht zu der Länge des Schwanzes, dessen Bewegung ja jedenfalls seine hauptsächlichste Funktion ist. Bei Didelphys virginiana ist der Schwanz ziemlich kurz. Daselbst ist der M. ischio-pubo-caudalis in seinem Ursprungsgebiet erheblich begrenzt. Es fehlen die in der Länge der Schambeinsitzbeinsymphyse entspringenden Fasern, so dass eigentlich nur noch ein M. pubo-caudalis übrig geblieben ist. Noch stärker ist die Reduktion bei Phascolomys Wombat, bei welchem das Schwanzrudiment äußerlich kaum noch sichtbar ist.

Hier ist nicht allein der an der Symphyse entspringende Theil des M. ischio-pubo-caudalis verschwunden, sondern alle drei Muskeln zeigen sich in Rückbildung begriffen durch erhebliche Abnahme ihrer muskulösen Bestandtheile. Während bei Thieren mit langem Schwanz die Muskeln mit nur ganz kurzen Sehnen vom Periost entspringen, ist hier zwischen den fleischigen Theil des Muskels und seine Ursprungslinie eine breite aber dünne Ursprungssehne eingeschaltet.

Eine wichtige Veränderung im Ansatz des Dreimuskelkomplexes kam bei Phalangista canina ♀ zur Beobachtung. Hier gelangt nämlich der längs der Symphyse entspringende Theil des M. ischio-pubo-caudalis nicht zur Insertion am Schwanz. Diese Fasern stehen nämlich in fester Verbindung mit Enddarm und Urogenitalsinus und gehen von beiden Seiten her in die tiefe Sphincterschicht über, mit deren Fasern sie sich durchflechten. Damit verliert der Dreimuskelkomplex seinen Charakter als reiner Schwanzmuskel und tritt deutlich in funktionelle Beziehungen zur Kloake.

Der M. spinoso-caudalis erweist sich in allen Fällen als Schwanzmuskel, und zwar besteht seine Funktion in dessen Seitwärtsbewegung. Verschiedenheiten in seiner Größe waren zu beobachten im Zusammenhang mit der relativen Länge des Schwanzes. So konnten wir feststellen, dass der Muskel bei Phascolarctos cinereus ♂ nur aus wenigen schwachen Bündeln besteht, während er bei Phascolomys Wombat ♀ und ♂ mit sehr reducirtem Schwanz gar nicht mehr aufzufinden war.

Endlich gehen wir noch mit wenigen Worten auf die glatte Muskulatur ein. An der Gestalt des M. caudo-rectalis konnten wir bei den verschiedenen Thieren keine erheblichen Unterschiede entdecken.

Das Verhalten des M. retractor cloacae zeigt Differenzen bei männlichen und weiblichen Thieren. Während er bei den letzteren als einfacher Muskelstrang in die Wandung der Kloake übergeht, theilt er sich bei den ersteren entsprechend der stattgefundenen deutlichen Trennung von Enddarm und Urogenitalkanal in zwei Bündel. Das eine derselben vereinigt sich mit der glatten Muskelbekleidung des Enddarmes, während das andere an der Seite des Penis hinzieht und lateral an der Basis der Glans inserirt.

Nachdem wir durch diese Untersuchungen an Beuteltieren einen Ausgangspunkt für weitere Betrachtungen gewonnen haben, entsteht

die Frage, bei welchen phylogenetisch höher stehenden Säugethiergruppen wir zunächst einen Anschluss an die Marsupialier und danach weitere Aufklärungen suchen müssen, um allmählich zu den Befunden beim Menschen gelangen zu können. Bei dieser Überlegung fassen wir auf der einen Seite den Umstand ins Auge, dass sich unter den Mammaliern außer den Beutelthieren auch noch andere Gruppen finden, bei denen die Trennung zwischen den Endstrecken von Darm und Urogenitalkanal keine sehr ausgeprägte ist. Cuvier[1] weist darauf hin, dass bei einzelnen Vertretern der weiblichen Nager und Carnivoren — von letzteren hebt er besonders die Fischotter hervor — Vulva und Anus ganz nahe neben einander ausmünden und zwischen beiden eine trennende Regio perinealis nicht vorhanden ist. Er giebt ferner an, dass beim Biber Enddarm und Urogenitalkanal in eine gemeinsame Kloake auslaufen. Diese Beobachtungen lassen uns vermuthen, dass wir bei Nagern und Carnivoren, in erster Linie allerdings bei den weiblichen Thieren Zustände finden werden, die uns den Anschluss an die Verhältnisse bei Beutelthieren gestatten. Auf der anderen Seite wissen wir aus mehrfachen Erfahrungen, wie neuerdings auch wieder von E. Schwalbe[2] hervorgehoben wurde, dass diese Thiergruppen, vor Allem die Carnivoren, in vieler Beziehung eine primitive Organisation besitzen, die Übergänge zu niederen und höheren Formen darbietet.

So setzte ich die begonnenen Untersuchungen an Carnivoren fort und fand in der That hier die erhoffte Aufklärung. Aus diesem Grunde sah ich davon ab, auch noch die Nager in den Kreis meiner Beobachtungen zu ziehen, um auch den Umfang derselben auf Kosten der Übersichtlichkeit nicht allzusehr zu erweitern. Fernerhin untersuchte ich Prosimier und Arctopitheken, bei denen ich Anschlüsse an Simier und Anthropoiden und weiter zum Menschen suchte und auch fand.

Carnivoren.

Übersicht der untersuchten Species.

Felis catus domestica ♀ 4,	Felis catus domestica ♂ 4,
Felis pardus ♀ 2,	Felis pardus ♂ 2,
Felis leo ♀ 1,	
Galictis barbara ♀ 1,	
Canis familiaris ♀ 4,	Canis familiaris ♂ 3,
Nyctereutes spec. ♀ 1,	
	Canis vulpes ♂ 2.

Die beigefügten Zahlen geben die Anzahl der untersuchten Exemplare jeder Species an.

[1] l. c. 4, VIII. pag. 247. [2] l. c. 29, pag. 413.

Ich beginne den Bericht über die Ergebnisse meiner Untersuchungen bei den Carnivoren mit der Beschreibung der Befunde bei weiblichen Katzen.

Zur Präparation kamen vier Exemplare. Zwei derselben untersuchte ich frisch, fand aber diese Art der Beobachtung ziemlich ungenau und auch recht schwierig. Die beiden anderen Präparate waren durch wiederholte Injektion einer sehr schwachen Chromsäurelösung gehärtet und dann in Alkohol aufbewahrt worden. Durch diese Behandlungsweise war die Leichtigkeit und Exaktheit der Untersuchung bedeutend erhöht. Fast jede einzelne Muskelfaser ließ sich vollkommen in ihrem Verlaufe verfolgen.

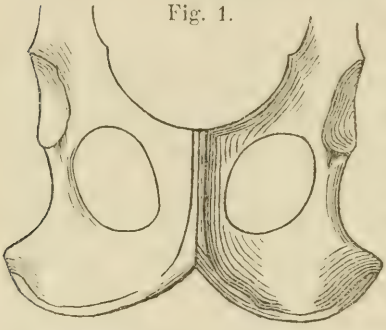
Äußerlich sehen wir, wie bereits erwähnt, Anus und Vulva ganz nahe neben einander liegend an der Schwanzwurzel, nicht wie bei den Marsupialiern von letzterer durch einen weiteren Zwischenraum getrennt. Wie gewöhnlich nimmt die Aftermündung die dorsale, die Geschlechtsöffnung die ventrale Stelle ein.

Bevor wir uns mit den Lagerungsverhältnissen der Muskulatur beschäftigen, erörtern wir in kurzen Zügen die Gestaltung des Beckens der Carnivoren. Dasselbe besteht wie das der Beutelthiere aus einem Os sacrum sowie den paarigen Ossa ilium, ischii und pubis. Dazu tritt noch ein viertes Knochenpaar, zwei kleine Knochenstückchen, die auf jeder Seite in der Gelenkpfanne für den Femurkopf, an der Vereinigungsstelle der drei anderen paarigen Knochen lagern[1]. Cuvier[2] und Straus-Durckheim[3] bezeichnen dieselben als Os cotyloïdiens. Das Sacrum der Carnivoren besteht aus drei unter einander verschmolzenen Wirbeln[4]. Von einer Beschreibung des Os ilium sehen wir auch hier ab. Das Os ischii besteht wie bei den Beutelthieren aus einem horizontalen, sowie je einem dorsal und ventral aufsteigenden Ast. Als Haupttheil des Sitzbeins der Carnivoren erscheint der dorsal aufsteigende Ast und die an ihn anstoßende Portion der horizontalen Sitzbeinleiste. Ersterer repräsentirt eine relativ breite, mächtige Knochenplatte, an deren Vereinigungsstelle mit dem horizontalen Theil eine starke Wulstung, das Tuber ossis ischii hervortritt. Nur schwach entwickelt ist in der Höhe der Gelenkpfanne eine dorsalwärts vorragende Spina ischiadica[5]. Horizon-

[1] Vgl. Ellenberger-Baum, l. c. 6, pag. 103. [2] l. c. 4, I. pag. 477.
[3] l. c. 30, I. pag. 109. [4] Vgl. Gegenbaur, Grundzüge. l. c. 8a. pag. 614.
[5] Lartschneider (l. c. 19, pag. 127) macht über die Spina ischiadica folgende Mittheilungen: »Ich habe eine Reihe von Thierskeletten untersucht und bei sehr vielen das vollständige Fehlen der Spina ischiadica konstatirt.

taler und ventral aufsteigender Sitzbeinast gehen bei den Carnivoren ohne scharfe Grenze in einander über und bilden bei der Ansicht von der Ventralseite her einen caudalwärts konvexen Bogen. Der am meisten cranial liegende Theil jedes ventral aufsteigenden Sitzbeinastes verbindet sich in geringer Ausdehnung mit demselben der anderen Seite zu einer schmalen medianen Sitzbeinsymphyse[1], an welche sich cranialwärts eine breite Schambeinsymphyse anschließt. Letztere entsteht durch mediane Verbindung der beiden absteigenden Schambeinäste. Sie biegen in stumpfem Winkel von dem zugehörigen horizontalen Theil der Schambeine ab. Letzteren bezeichnet Straus-Durckheim[2] als branche abdominale, während er die absteigende Portion branche symphysaire nennt. Die Vereinigung der verschiedenen einzelnen Beckenbestandtheile unter einander erfolgt in derselben Weise wie bei den Beutelthieren.

Fig. 1.



Becken von Canis familiaris von der Ventralseite gesehen. Schematisch.

Das Becken der Carnivoren als Ganzes betrachtet zeichnet sich gegenüber dem der Marsupialier besonders dadurch aus, dass seine Symphyse viel schmäler erscheint, indem nur ein geringer Theil der ventral aufsteigenden Sitzbeinäste an ihrer Bildung sich betheiligt. Dadurch dass diese letzteren von den zugehörigen horizontalen Leisten der Ossa ischii nicht in rechtem Winkel abbiegen wie bei den Beutelthieren, sondern ohne markirte Trennung in einander übergehen und im Ganzen bogenförmigen Verlauf besitzen, kommt bei den Carnivoren ein stark ausgebildeter Arcus pubis zu Stande, wie aus nebenstehender Textfigur 1 hervorgeht.

z. B. bei den meisten Wiederkäuern; jedoch bei den Affen, den katzenartigen Raubthieren, ferner an Bären, Hunden, Elefanten, am Kameel und am Lama u. a. konnte ich eine Spina ischiadica nachweisen. Was von Vielen als solche bezeichnet wird, ist ein an jener Stelle zeitlebens persistirender Knochenvorsprung, an welcher in der Jugend sich die Fuge zwischen Darm- und Sitzbein befand. Dieser Knochenvorsprung ist aber nicht identisch mit der Spina ischiadica.« Ich vermisse in dieser Auseinandersetzung eine Begriffsbestimmung der Spina ischiadica und eine Aufklärung über deren Unterschied von dem genannten Knochenvorsprung.

[1] Vgl. Ellenberger-Baum, l. c. 6, pag. 102. Straus-Durckheim, l. c. 30, I. pag. 109, 500, 502 und 503. Gegenbaur, Grundzüge, l. c. 8a. pag. 696.

[2] l. c. 30, pag. 502.

Der Schoßbogen erscheint bei den Feliden etwas flacher als im Genus Canis. Im Übrigen bestehen keine erheblichen Unterschiede. Bei der Betrachtung des Beckenausgangs vom Schwanz her stellen wir fest, dass die horizontalen Sitzbeinäste auch bei den Carnivoren stark lateralwärts gewandt sind. Der von ihnen eingeschlossene Winkel, von mir bereits früher als Symphysenwinkel[1] bezeichnet, ist etwas größer als ein Rechter, wie die Textfig. 2 angiebt, welche im Übrigen sehr der früher gegebenen Abbildung[2] der horizontalen Sitzbeinäste von Perameles nasutus gleicht.

Fig. 2.

Horizontale Sitzbeinäste bei Canis familiaris von der Caudalseite gesehen. Schematisch, in eine Ebene projicirt.

Beginnen wir nun mit der Präparation in der bereits früher angegebenen Weise vom Schwanze her. Ich sehe davon ab, jedes der vier Präparate weiblicher Katzen gesondert zu beschreiben, um langwierige und störende Wiederholungen zu vermeiden. Desshalb fasse ich alle bei den einzelnen Thieren beobachteten Befunde in einer Darstellung zusammen (vgl. Taf. XI Fig. 4).

Nach Entfernung der Haut und reichlichen subcutanen Fettgewebes sehen wir den Beckenausgang, begrenzt ventralwärts durch den Arcus pubis und die auf beiden Seiten sich anschließenden horizontalen Sitzbeinäste mit den Tubera ossis ischii. Dorsalwärts wird der Bereich des Beckenausgangs abgeschlossen durch Muskeln, die von der Wirbelsäule und dem Rücken des Thieres nach dem Becken und den Oberschenkeln hinziehen. Fernerhin fällt uns auf, dass Enddarm und Urogenitalkanal ziemlich weit aus dem Beckenausgang heraushängen, wenn auch nicht ganz in so hohem Grade wie bei den Beutelthieren[3]. Schwellkörper sind in der ventralen Wandung des Urogenitalkanals auch bei weiblichen Katzen jedenfalls vorhanden, wie wir aus dem Vorhandensein einer Clitoris schließen müssen. Überhaupt findet sich letztere nach Cuvier[4] bei allen Säugethieren. Anus und Vulva liegen nicht nur nahe neben einander, sondern auch in gleichem Niveau.

---

[1] l. c. 5, pag. 12.

[2] l. c. 5, pag. 10.

[3] Ähnliches beobachtete Cuvier, l. c. 4, IV. pag. 408, 413 bei verschiedenen Species von Nagethieren, hauptsächlich beim Murmelthier.

[4] l. c. 4, VIII. pag. 252, 253.

Bei sehr vorsichtigem Abziehen der Haut der Dammgegend finden wir direkt unter derselben einen ganz dünnen oberflächlichen Muskel. Seine Fasern finden im Wesentlichen an der Haut Ursprung und Ansatz. Sie beginnen an der dorsalen Fläche der Schwanzwurzel. Von hier aus ziehen zarte Muskelbündel, die sich am Ursprung mehrfach durchkreuzen, zu beiden Seiten um die Schwanzwurzel herum. Nach Umgreifung des Schwanzes tritt ein Theil der Fasern mit solchen der anderen Seite in Verbindung, indem auch hier, zwischen Anus und Schwanz, ein Faseraustausch stattfindet wie am dorsalen Ursprung. Ein anderer Theil der Muskelbündel zieht in gerader Richtung weiter ventralwärts. Gekreuzte und ungekreuzte Muskelzüge liegen nun zu beiden Seiten des Anus und umgeben denselben in Form eines flachen, ziemlich breiten Ringes. In dem ganz schmalen Zwischenraum zwischen Anus und Vulva beobachten wir dieselbe Erscheinung wie vorher zwischen Schwanzwurzel und Anus. Ein geringer Theil der Fasern kreuzt sich mit denen der anderen Seite, die Hauptmasse setzt ungekreuzt ihren Weg in ventraler Richtung fort. So geschieht es, dass auch auf beiden Seiten der Vulva ganz oberflächliche Muskelzüge sich finden. Dieselben gehen theilweise auch nach Umgreifung der Vulva eine Kreuzung ein und schließlich strahlen sämmtliche gekreuzte und ungekreuzte Fasern nach dem Integument des caudalen Körperendes bis nach der Haut der Oberschenkel hin aus.

Von dieser oberflächlichen Muskelschicht, die ihre größte Breitenausdehnung in einer transversalen Ebene des Thierkörpers besitzt, ziehen auch zahlreiche Fasern cranialwärts in das Becken hinein. Dabei durchflechten sie sich mit den Bündeln eines tiefer liegenden Muskels so eng, dass der innige Zusammenhang dieses subcutanen mit dem tieferen Muskel nicht völlig zu trennen ist. Der letztere stellt sich dar als eine in sagittaler Richtung ziemlich breite, im Übrigen dünne Muskelschicht. Dieselbe umschließt mit ringförmigen Zügen im Wesentlichen Enddarm und Urogenitalsinus gemeinsam. Daneben beobachten wir auch Fasern, die das Ende des Rectum und des Urogenitalkanals jedes einzeln umgreifen und in der Medianlinie unter Kreuzung auf die andere Seite übertreten. Auf der ventralen Fläche der Vulva liegt eine schmale Aponeurose, an welcher die von beiden Seiten herkommenden Muskelzüge sich befestigen, so dass der Ring durch diese Endsehne geschlossen wird. Den Zwischenraum zwischen Anus und Schwanzwurzel füllt lockeres Bindegewebe, das den Fasern des ringförmigen Muskels nicht zum

Ursprung dient. Auf der dorsalen Fläche des Enddarmes ist keine Trennung zwischen beiden Hälften des gemeinsamen Schließmuskels zu konstatiren. Vielmehr gehen deren Züge direkt in einander über, eine Raphe ist nicht nachweisbar. Diese Muskelschicht besitzt in sagittaler Richtung eine Breite von etwa 1 cm. Da nun Enddarm und Urogenitalkanal bei weiblichen Katzen ziemlich weit aus dem Beckenausgang heraushängen, so erscheinen sie nur in relativ geringer Ausdehnung vom caudalen Ende bis ins Becken hinein von dem größtentheils gemeinsamen Ringmuskel umhüllt. Dieser besitzt im Bereiche des Urogenitalsinus eine Fortsetzung cranialwärts. Wir sehen dann Vagina und Harnröhre von einer gesonderten ringförmigen Muskulatur umzogen, die in engster Verbindung mit dem eben beschriebenen Muskel steht. Die vorgenommene mikroskopische Untersuchung zeigt, dass auch diese Muskelbündel aus quergestreiften Elementen bestehen. Die ringförmige Anordnung der Muskelfasern beschränkt sich nur auf die am meisten caudal liegenden Theile des Sinus urogenitalis. Weiter ins Becken hinein finden sich Fasern, die schräg, und auch solche, die parallel zur Längsachse des Urogenitalkanals verlaufen. Die Muskelbündel endigen etwa in der Höhe der Symphysenmitte. Letzterer liegen die ventralen Partien des Muskels eng an.

Der Anus und Vulva gemeinsam umgreifende Muskel steht nicht direkt in Verbindung mit den knöchernen Begrenzungen des Beckenausgangs. Lockere, nicht deutlich gesonderte Bindegewebszüge, reichlich von Fett durchsetzt, füllen den Raum zwischen Beckenrand und ringförmigem Muskel aus.

Auf beiden Seiten zeigt der Muskel je zwei Hervorwölbungen, von denen die eine dem Anus, die andere der Vulva anzugehören scheint. Nach Spaltung des Muskels auf der Höhe der Hervorragung finden wir innerhalb derselben je ein rundliches Gebilde. Die nähere Untersuchung erweist, dass die beiden kleineren ventralen Körper die Cowper'schen Drüsen darstellen. Dieselben erscheinen bei den Katzen relativ sehr groß [1]. Die dorsal gelegenen wesentlich größeren Körper sind die bei den Carnivoren fast stets sehr stark entwickelten Analdrüsen [2]. Von der Muskelumhüllung der letzteren, die durch ihre starke Ausbuchtung gegenüber dem Rest des Ringmuskels selbständiger erscheint, löst sich auf jeder Seite ein ganz zarter rundlicher

[1] Vgl. Cuvier, l. c. 4, VIII. pag. 256.
[2] Vgl. Cuvier, l. c. 4, VIII. pag. 660.

Muskelstrang los und zieht von da an der Seite der Vulva vorbei ventral- und zugleich etwas cranialwärts. Die beiden dünnen Muskelchen inseriren mit kurzer Sehne im Arcus pubis zu beiden Seiten der Symphyse und ganz nahe an dieser. Nach Entfernung des Ringmuskels um Enddarm und Urogenitalsinus stoßen wir überall auf glatte Muskelgebilde, die wesentlichen Antheil haben an der Bildung der Wandungen dieser Eingeweide.

Auf der ventralen Seite des die Vulva einschließenden Muskels finden wir, eng mit dem Muskel verbunden, eine flache, schmale Sehne aufgelagert. Dieselbe dient zwei kleinen Muskeln zum Insertionspunkt, die von beiden Seiten her an die Eingeweide herantreten. Sie entspringen auf jeder Seite etwa an der Stelle des Übergangs vom horizontalen zum ventral aufsteigenden Sitzbeinast mit einer kurzen Sehne. Von hier aus laufen sie median- und zugleich cranialwärts. Sie folgen eine Strecke weit dem ventral aufsteigenden Sitzbeinast in den Arcus pubis hinein und inseriren dann an der eben erwähnten Sehne, die somit zwischen die beiden Muskelchen eingeschaltet erscheint. Auch der von der Muskelbekleidung der Analdrüsen kommende dünne Muskel giebt stets einige Fasern an diese Endsehne ab. Welche Lagerungsbeziehungen die auf der Ventralseite der Clitoris angeordneten Venen zu der Endsehne des paarigen Muskels haben, ließ sich ohne Zuhilfenahme von Injektionspräparaten nicht feststellen. Es handelt sich hier im Wesentlichen um die Frage, ob die Venen dorsal oder ventral von der Endsehne verlaufen.

Von der bis hierher gegebenen Beschreibung finden wir bei den verschiedenen Präparaten einige Abweichungen. Dieselben betreffen hauptsächlich die subcutane Ringmuskelschicht, die bei Weitem nicht immer dieselbe Ausdehnung zeigt, wie eben dargestellt wurde. Meist fehlt die den Schwanz umgreifende Portion, so dass der Muskel zwischen Schwanzwurzel und Anus zu entspringen scheint. Auch seine ventrale Ausbreitung ist bisweilen beschränkt. Die Fasern gelangen dann überhaupt nicht mehr zur Umgreifung der Vulva und endigen zu beiden Seiten derselben.

Auch der den Urogenitalkanal umgebende Ringmuskel ist nicht bei allen Thieren so kräftig entwickelt, wie bei dem eben geschilderten. Er kann durch nur wenige dünne Muskelzüge dargestellt sein, die vom gemeinsamen Schließmuskel aus in das Becken hinein sich erstrecken.

Dieser ganze eben ausführlich dargestellte Muskelkomplex, dessen einzelne Gebilde vielfach mit einander in Zusammenhang stehen,

wird, so weit sich dies mit Sicherheit feststellen ließ, von außen her aus dem N. pudendus versorgt. Es muss vorläufig dahingestellt bleiben, ob an den subcutanen Ringmuskel auch noch anderen Nervengebieten zugehörige Fasern herantreten.

Wir haben uns nun mit der Frage zu beschäftigen, wie wir die bisher beschriebene Muskulatur benennen wollen. Die ringförmigen Züge, die um Anus und Vulva herumziehen, stellen einen Schließmuskel dar und werden als Sphincter bezeichnet. Da die Mehrzahl der Muskelfasern Enddarm und Urogenitalsinus gemeinsam umzieht, wählen wir die Bezeichnung M. sphincter cloacae, obgleich hier keine Kloake besteht. An diesem Sphinctermuskel unterscheiden wir eine oberflächliche subcutane und eine tiefe Portion.

Im Interesse der Deutlichkeit der Darstellung wählen wir für beide verschiedene Namen. Einem M. sphincter cloacae subcutaneus stellen wir desshalb den M. sphincter cloacae externus gegenüber. Der Zusatz externus will besagen, dass wir es hier mit einem quergestreiften Muskel zu thun haben. Unter einem Sphincter internus wird in der Regel ein glatter Ringmuskel verstanden, der eine stärker entwickelte Partie der ohnehin dem Enddarm und Urogenitalsinus zukommenden glatten Ringfasern repräsentirt. Auf die Erforschung seines Verhaltens habe ich keinen Werth gelegt, da dies dem Ziel dieser Arbeit ferne liegt. Die den Urogenitalkanal allein bekleidenden ringförmigen Muskelzüge imponiren als ein selbständigeres Gebilde. Wir trennen sie desshalb unter dem Namen M. sphincter urogenitalis externus von dem vorher genannten ab.

Die stark hervortretende Muskelumhüllung der Analdrüsen steht durch ein zartes langgestrecktes Muskelbündel in fester Verbindung mit dem ventral aufsteigenden Sitzbeinast. Obgleich sie ohne deutliche Trennung in den M. sphincter cloacae externus übergeht, belegen wir sie mit dem Namen M. compressor glandulae analis (Taf. XI Fig. 4 *C.gla.a.*).

Endlich sind die beiden kleinen Muskelchen, die vom Sitzbeinrand nach der Mittellinie ziehen und an einer gemeinsamen Sehne auf der Ventralseite des Urogenitalsinus inseriren als Mm. ischiocavernosi zu bezeichnen. Sie ziehen zwischen Sitzbein und Schwellkörpern hin; denn das Vorhandensein letzterer in der ventralen Wandung des Urogenitalsinus geht schon aus dem Bestehen einer Clitoris hervor.

Die Litteraturangaben über die Dammmuskulatur der weib-

lichen Katzen sind außerordentlich spärlich. Cuvier[1] erwähnt nur ganz kurz einen Sphinctermuskel, der — übrigens nicht nur bei den Katzen — Rectum und Vulva gemeinsam umschließt. Weiterhin bezeichnet er den innerhalb des Beckens verlaufenden Theil der Harnröhre als den muskulösen, weil er gewöhnlich von einer Muskelschicht umhüllt sei[2]. Diese letztere besitze bei den Katzen hauptsächlich ringförmige Anordnung und sei bei diesen besonders kräftig entwickelt. Es besteht kein Zweifel, dass Cuvier hier unseren M. sphincter urogenitalis externus beschreibt. Kobelt[3] führt an, dass bei allen Säugethieren die Pars membranacea urethrae von einem kreisförmigen Muskel umgeben ist, den er M. constrictor urethrae membranaceae nennt. Derselbe soll sich über die ganze Länge der Harnröhre ausdehnen. In letzterem Punkte kann ich ihm nicht beistimmen, wenigstens so weit es sich um quergestreifte Fasern handelt.

Paulet[4], der zu seinen vergleichend-anatomischen Studien über die Perinealmuskulatur auch die Carnivoren heranzog, hat sich überhaupt nicht mit der eigenen Untersuchung von Katzen beschäftigt, da er dies nach dem ausführlichen Werk Straus-Durckheim's für überflüssig hielt. In letzterem Punkte hat er gewiss eben so Recht wie in der weiteren Bemerkung, dass es wünschenswerth sein dürfte, einige dunkle Punkte in dem Werk Straus-Durckheim's in Betreff der Homologien aufzuklären und die ihm bisweilen etwas unberechtigt erscheinende Nomenclatur zu modificiren. Das dürfte aber ohne eigene Untersuchungen kaum möglich sein.

In der That stimmen meine Beobachtungen im Wesentlichen mit denen Straus-Durckheim's und seinen vorzüglichen Abbildungen überein, in Betreff der Benennungen bestehen allerdings Meinungsverschiedenheiten.

Den engen Zusammenhang zwischen den vier bisher von mir beschriebenen Muskeln betont auch Straus-Durckheim. Er trennt dieselben aber in eine große Anzahl durchaus nicht selbständig erscheinender kleiner Muskeln und erschwert dadurch Übersichtlichkeit und Verständlichkeit seiner Darstellung.

Die subcutane Schicht des M. sphincter cloacae bezeichnet Straus-Durckheim[5] als Sphincter externe im Allgemeinen, zerlegt sie aber in drei einzelne Theile, den Sphincter de l'anus, Constricteur de la poche anale und Releveur de la vulve. Die Beschreibung dieser

[1] l. c. 4, VIII. pag. 247. [2] l. c. 4, VIII. pag. 211. [3] l. c. 15. pag. 25.
[4] l. c. 24. pag. 155. [5] l. c. 30, II. pag. 320, 321.

Muskeln deckt sich mit der von mir gegebenen des subcutanen Sphincter cloacae. Straus-Durckheim giebt an, dass die Fasern vom Schwanzrücken in der Höhe des fünften Schwanzwirbels entspringen und hebt hervor, dass besonders die caudale Ursprungsportion öfters nicht deutlich ist.

Unserem M. sphincter cloacae externus entspricht bei Straus-Durckheim der Sphincter interne de l'anus nur zum Theil. Die den Urogenitalsinus umgreifenden Bündel scheint Straus-Durckheim dem Releveur de la vulve und dem Sphincter de l'urètre[1] zugetheilt zu haben. Die Darstellung des letzteren stimmt im Ganzen überein mit derjenigen unseres M. sphincter urogenitalis externus. Sie wird von Straus-Durckheim noch erweitert durch die Angabe, dass bei solchen Katzen, bei denen die Vagina durch häufige Geburten erheblich erweitert ist, die Muskelfasern auf der dorsalen, dem Enddarm zugewandten Seite der Vagina fehlen.

Im Gegensatz zu meinen Befunden behauptet Straus-Durckheim, dass sein Sphincter de l'urètre mit einem Theil seiner Fasern von dem Ende der Sitzbeinsymphyse entspringe.

Unser M. compressor glandulae analis wird dargestellt durch einen Theil des M. sphincter cloacae externus; zu ersterem rechnen wir auch den Muskelstrang, der vorbei an der Seite der Vulva zur Symphyse zieht. Dem entspricht nicht ganz der Constricteur de la poche anale Straus-Durckheim's[2]. Vielmehr ist der letztgenannte Muskel hauptsächlich repräsentirt durch die am meisten lateral liegenden Theile des Sphincter subcutaneus. In wie weit an seiner Bildung auch der Sphincter externus Theil nimmt, ist mir aus Straus-Durckheim's Beschreibung nicht klar geworden. Eine Erwähnung des paarigen Muskelzuges, der nahe der Symphyse inserirt, habe ich bei Straus-Durckheim vergeblich gesucht.

Nicht klar ist mir die Bedeutung von Straus-Durckheim's Rectovaginal[3]. Er sagt über diesen: Il se trouve entièrement confondu avec le Releveur de la vulve dont il est distinct par l'origine de ses fibres, sur le Sphincter interne, au lieu d'être le prolongement du Sphincter externe. Auch den von uns als M. ischio-cavernosus bezeichneten paarigen Muskel hat Straus-Durckheim[4] an seinen Präparaten beobachtet. Benennung und Beschreibung desselben stimmen völlig mit der von uns gegebenen überein.

[1] l. c. 30, II. pag. 324. [2] l. c. 30, II. pag. 321. [3] l. c. 30, II. pag. 329.
[4] l. c. 30, II. pag. 328.

Auf jeder Seite von Enddarm und Urogenitalkanal sehen wir einen kräftigen Muskelkomplex aus dem Becken heraus dem Schwanz zuziehen. Ein Theil desselben liegt den Eingeweiden des Beckenausgangs nahe an, wesshalb wir unsere Untersuchung auch auf diese paarigen Muskelgebilde ausdehnen.

Am Ursprung können wir auf jeder Seite drei deutlich gesonderte Portionen wahrnehmen. Der am meisten ventral angeordnete Muskel entspringt vom ventral aufsteigenden Sitzbeinast und absteigenden Schambeinast in der ganzen Länge der Schambein-Sitzbeinsymphyse, sowie auch vom horizontalen Schambeinast. Eine durch den Durchtritt von Nerven und Gefäßen bedingte, durch reichlichere Entwicklung von Fettgewebe deutlich markirte Lücke trennt diesen Ursprung von dem eines lateralwärts sich anschließenden Muskels. Dieser letztere besitzt seine Ursprungslinie längs der Linea arcuata interna des Os ilium und reicht bis nahe an das Sacrum heran. Eng diesem Muskel benachbart finden wir einen kräftig entwickelten, dorsal gelagerten Muskelzug. Er entspringt an der Ventralfläche des Sacrum zu beiden Seiten der Mittellinie und erhält auch accessorische Ursprünge von den Caudalwirbeln.

Diese drei Muskeln ziehen von ihrer Ursprungslinie aus nach dem Schwanz zu aus dem Becken heraus und bilden gemeinsam mit den entsprechenden Muskeln der anderen Seite eine trichterförmige Öffnung, durch welche die Eingeweide den Beckenausgang verlassen. Alle drei Muskeln einer Seite sind auf ihrem Verlauf durch die Beckenhöhle durch Bindegewebe eng mit einander verbunden; doch gelingt es ohne Mühe jeden einzelnen gesondert darzustellen, da sie keine Fasern unter einander austauschen. Nicht deutlich ist die Trennung der drei Muskeln an ihrer Insertionsstelle am Schwanz. Die Fasern des von der Symphyse kommenden Muskels gehen zum Theil in die oberflächliche Schwanzaponeurose über, zum Theil inseriren sie in der Medianlinie an den ersten Schwanzwirbeln. Der am Ilium entspringende Muskel trägt ebenfalls mit einem Theil seiner Endsehne zur Bildung der Schwanzfascie bei. Im Übrigen endigt er in eine Anzahl schmaler, rundlicher Sehnen, die auf der ventralen Seite des Schwanzes hinziehen und nach einander an den Resten der Hämalbogen je eines Schwanzwirbels inseriren. Auch aus dem von den Sacralwirbelkörpern entspringenden kräftigen Muskel gehen zarte Endsehnen hervor. Jede einzelne verläuft in einer von den Blättern der Schwanzfascie gebildeten Scheide neben denen des vorhergenannten Muskels auf der Ventralseite des Schwanzes, an dessen

Wirbeln sæ nach einander in der Medianlinie ebenfalls an den Hämalbogenresten inseriren.

Der am meisten ventral gelegene Theil des Muskelkomplexes, also in erster Linie die längs der Symphyse entspringenden Fasern, sind durch Bindegewebe fest mit den aus dem Becken heraustretenden Eingeweiden verbunden. Ein Übergang von Muskelbündeln in den M. sphincter cloacae externus wird vorgetäuscht. Thatsächlich sind beide Muskeln völlig von einander getrennt.

In Rücksicht auf ihre Ursprungs- und Ansatzverhältnisse gelange ich zu folgenden Bezeichnungen der einzelnen Bestandtheile des Muskelkomplexes. Die ventral gelegene Partie nennen wir M. ischio-pubo-caudalis, die laterale M. ilio-caudalis, die dorsale M. sacro-caudalis.

Auch über diese Muskelgruppe macht Straus-Durckheim sehr eingehende Angaben, die in den hauptsächlichsten Punkten mit den von mir gefundenen Resultaten übereinstimmen. In mancher Hinsicht dienen sie zur Ergänzung meiner Beschreibung. Sein Muscle pubio-caudal[1] entspricht unserem M. ischio-pubo-caudalis. Dessen Endsehnen inseriren nach Straus-Durckheim's Bericht an der Medianlinie des dritten bis fünften Schwanzwirbels. Weiterhin giebt er an, dass die Mm. ischio-pubo-caudalis und ilio-caudalis — diese Benennung finden wir ebenfalls bei Straus-Durckheim[2] — bisweilen am Ursprung zusammenhängen und nicht immer durch intermuskuläres Fettgewebe getrennt sind. Von der Insertion des M. ilio-caudalis giebt Straus-Durckheim[3] eine sehr ausführliche Beschreibung. Nach derselben endigen die Fasern des Muskels in eine breite Endsehne. Diese spaltet sich in vier Bündel, die je mehr caudalwärts gelegen um so kräftiger sind. Die Befestigung dieser kleinen Endsehnen erfolgt in der Medianlinie des vierten bis siebenten Schwanzwirbels, oder vielmehr an deren »Osselets upsiloïdes«, wie Straus-Durckheim die Hämalbogenreste nennt.

Unseren M. sacro-caudalis theilt Straus-Durckheim in zwei Muskeln, für welche er je zwei Namen aufführt. Er nennt sie[4] Muscles longs-sous-plagio-transversaires de la queue s. longs-sous-intertransversaires und Muscles longs-plagio-mamillaires s. transverso-mamillaires. In der Beschreibung nimmt er beide zusammen. Nach seinen Angaben erstreckt sich der Ursprung bis auf die ersten zehn

[1] l. c. 30, II. pag. 292. [2] l. c. 30, II. pag. 291. [3] l. c. 30, II. pag. 292.
[4] l. c. 30, II. pag. 286.

Schwanzwirbel. Auf seinem Wege längs der ventralen Seite der Wirbelsäule erscheint der Muskelbauch getrennt in drei bis vier Theile, von denen jeder wieder in eine Anzahl kleinerer Bündel zerfällt. Aus jedem derselben gehen zwei dünne Sehnen hervor, von denen die eine sich am Querfortsatz, die andere am Hämalbogenrest je desselben Schwanzwirbels befestigt. Die erste Ansatzstelle zweier derartiger Endsehnen findet sich am fünften Schwanzwirbel und von hier an auf jedem folgenden bis zum zweiundzwanzigsten oder letzten Schwanzwirbel.

Auch bei Cuvier[1] finden wir in der vergleichenden Beschreibung der Schwanzmuskeln Angaben über diese Muskelgruppe, die den Schwanz senken soll.

Unserem M. ischio-pubo-caudalis entspricht Cuvier's Pubo-sous-caudien ou Pubo-coccygien de Vicq d'Azir. Er schildert ihn als einen zarten fächerförmigen Muskel, der am gesammten cranialen Beckenrand entspringt und am Schwanz an den Körpern des vierten bis fünften Caudalwirbels sich befestigt.

Der Iléo-sous-caudien ou Iléo-coccygien de Vicq d'Azir kommt von der inneren Beckenfläche des Os ilium und inserirt an einem Hämalbogen am Schwanz und zwar beim Waschbären zwischen fünftem und sechstem, bei den Beutelthieren zwischen siebentem und achtem Schwanzwirbel. Er scheint mit unserem M. ilio-caudalis übereinzustimmen.

Unseren M. sacro-caudalis endlich stellt Cuvier als Sacro-sous-caudien ou Sacro-coccygien inférieur de Vicq d'Azir dar. Er lässt ihn von der Ventralseite des Sacrum und der Querfortsätze der Schwanzwirbel in einzelnen an Größe abnehmenden Portionen entspringen. Daraus gehen eben so viel Sehnen hervor, als Schwanzwirbel ohne Querfortsätze vorhanden sind. Diese Sehnen sind in aponeurotischen Scheiden geborgen und befestigen sich einzeln am Körper von Schwanzwirbeln, gewöhnlich vom siebenten anfangend.

Ein paariger M. ilio-caudalis und M. ischio-pubo-caudalis wird auch von Bronn-Leche[2] unter annähernd derselben Bezeichnung beschrieben. Er spricht von einem M. ilio-coccygeus s. ilio-caudalis Bendz und einem M. pubo-coccygeus s. pubio-caudalis Bendz. Ersterer soll bei Katzen am Körper des dritten bis vierten, letzterer an denen der drei ersten Schwanzwirbel sich befestigen.

Bronn-Leche schildert ebenfalls unseren M. sacro-caudalis in

[1] l. c. 4, I. pag. 276. [2] l. c. 2. pag. 752, 753.

zwei gesonderten Theilen, einem lateralen M. sacro-coccygeus s. flexorius caudae Bendz s. curvator coccygis und einem medialen M. infracoccygeus s. flexorius caudae internus Bendz. Der M. flexorius lateralis soll bei der Katze mit seinem Ursprung bis zum letzten Lendenwirbel hinaufreichen, der M. flexorius internus auf die Schwanzwirbel beschränkt sein. Im Übrigen ist er nicht zu Resultaten gelangt, die von den unsrigen abweichen.

Ein anderer paariger, quergestreifter Muskel befestigt sich an den Querfortsätzen des ersten bis vierten Schwanzwirbels und scheint dadurch nach Straus-Durckheim's Ansicht[1] an diesen Wirbeln die entsprechenden Endsehnen des vorgenannten Muskels zu ersetzen. Er entspringt an der Spina ischiadica auf jeder Seite und zieht von da dorsal- und zugleich etwas caudal- und medianwärts gerichtet zum Schwanz. Auf diesem Wege breitet er sich fächerförmig bis zu seinem Ansatz aus. Er wird von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirt. Wir bezeichnen ihn nach Ursprung und Ansatz als M. spinoso-caudalis. Straus-Durckheim's Benennung desselben Muskels als Muscle ischio-caudal scheint uns ungeeignet, da wir eine Verwechslung mit unserem M. ischio-pubo-caudalis vermeiden müssen. Cuvier[2] beschreibt denselben als Ischio-caudien ou Ischio-coccygien externe de Vicq d'Azir übereinstimmend mit unseren Befunden. Nicht verständlich ist mir die Bemerkung bei Bronn-Leche[3], dass bei Katzen der Muskel, der hier als M. ischio-coccygeus s. obliquus s. ischio-caudalis Bendz s. flexor lateralis Coues s. coccygeus s. abductor coccygis hominis bezeichnet wird, vom Tuber ischii entspringen soll.

Der Bemerkung Straus-Durckheim's[4], dass er bei weiblichen Katzen nie ein Analogon des männlichen M. bulbo-cavernosus gefunden habe, kann ich nur beistimmen.

Endlich schenken wir unsere Beachtung noch zwei aus glatten Elementen bestehenden Muskeln, die zu den Beckeneingeweiden in enger Beziehung stehen.

Ein unpaares, ziemlich starkes glattes Muskelbündel löst sich von der glatten Längsmuskulatur des Enddarmes los und zieht von hier aus caudal- und etwas dorsalwärts. Es befestigt sich zwischen den Insertionsstellen des paarigen M. ischio-pubo-caudalis an der Medianlinie des Schwanzes und zwar entsprechend dem sechsten

[1] l. c. 30, II. pag. 286. [2] l. c. 4, I. pag. 276. [3] l. c. 2. pag. 752, 753.
[4] l. c. 30, II. pag. 325.

bis siebenten Caudalwirbel. Strauss-Durckheim[1] beschreibt den Muskel ebenfalls in ähnlicher Weise und benennt ihn Muscle caudo-rectal. Dieser Bezeichnung schließe ich mich an und führe den Muskel als M. caudo-rectalis auf.

Nach Straus-Durckheim's Angaben erfolgt die Insertion desselben an den »Osselets upsiloïdes« des sechsten und siebenten Schwanzwirbels. Er fügt bei, dass der Muskel bisweilen zu fehlen scheint. Unter meinen Präparaten war er auch nur in einem Fall kräftig entwickelt, bei den anderen nur durch wenige schwache Fibrillenzüge angedeutet.

Der zweite glatte Muskel ist paarig. Er entspringt von der ventralen Seite der ersten Schwanzwirbelkörper zu beiden Seiten der Mittellinie. Seine Fasern ziehen aus dem Becken heraus, lateral dem Rectum angelagert. Hier theilt sich der Muskel in zwei Bündel, deren eines in die glatte Muskulatur des Enddarmes übergeht, während das andere ventralwärts nach dem Urogenitalsinus hinzieht. Einzelne Fasern senken sich in den M. sphincter cloacae externus ein, der Rest verschwindet unter den Zügen glatter Muskulatur, die die Wand des Urogenitalsinus überkleiden.

Wir bezeichnen diesen Muskel, der vom Schwanz zu Enddarm und Vulva zieht, als M. retractor cloacae, auch wenn hier keine Kloake mehr vorhanden ist. Die Homologie dieses Muskels mit dem eben so benannten der männlichen und weiblichen Beutelthiere bedarf keiner weiteren Erörterung. Straus-Durckheim theilt auch diesen Muskel wieder in zwei Theile. Sein Muscle caudo-anal[2] umfasst nur die zum Rectum ziehenden Bündel, während die am Urogenitalsinus inserirenden unter dem Namen Muscle caudo-vaginal[2] beschrieben werden. Der Ursprung der ganzen Muskelmasse findet sich nach ihm am zweiten bis dritten Schwanzwirbel.

Von weiblichen Feliden untersuchte ich fernerhin zwei jugendliche in Alkohol konservirte Exemplare von Felis leopardus. Das erste maß von der Schnauze bis zur Schwanzspitze 35 cm. Anus und Vulva liegen nahe neben einander an der Schwanzwurzel. Enddarm und Urogenitalkanal hängen hier relativ sehr weit aus dem Beckenausgang heraus. Die Beckengestaltung zeigt keine erheblichen Unterschiede von der der Katzen. Die Muskulatur bietet im Ganzen dieselben Verhältnisse, wie wir sie bei Felis catus domestica schon beobachteten und unterscheidet sich von dieser nur durch den Grad

[1] l. c. 30, II. pag. 320. [2] l. c. 30, II. pag. 319.

der Ausbildung. Eine oberflächliche subcutane Sphincterschicht ist bei diesem Leoparden nur durch wenige schwache Fasern angedeutet, die zwischen Anus und Schwanzwurzel entspringen und zu beiden Seiten des Anus hinziehen. Ein Theil derselben umgreift die Mündung des Enddarmes und kreuzt sich dann mit den von der anderen Seite kommenden. Der Rest behält annähernd sagittale Richtung und strahlt zu beiden Seiten der Vulva in das Integument aus, ohne zu einer Umschließung des Urogenitalsinus zu gelangen. Dieser subcutane M. sphincter cloacae steht durch Faseraustausch in inniger Beziehung zu einem tiefen Sphinctermuskel, der Rectum und Urogenitalkanal etwas weiter nach der Beckenhöhle hinein umschließt. Auch dieser ist in seinen am meisten caudalwärts gelegenen Theilen, dem Muskelring um Anus und Vulva, ziemlich schwach. Kräftiger ist der M. sphincter urogenitalis externus, der vom M. sphincter cloacae externus aus entlang am Urogenitalkanal in die Beckenhöhle hineinzieht. Seine Fasern umgeben in den caudalen Partien Harnröhre und Scheide in ringförmigen Zügen. Cranialwärts ordnen sie sich um in schräge und longitudinale, der Längsachse der Harnröhre parallele Richtung und endigen in der Höhe der Symphysenmitte. Insertion von Theilen dieses Muskels an den Knochenpartien, die in der Symphyse zusammenstoßen, konnten wir nicht bemerken. Eine starke Hervorwölbung auf jeder Seite des Rectum wird bedingt durch die sehr voluminösen Analdrüsen. Eine geringe, kaum wahrnehmbare Erhöhung zu beiden Seiten des Urogenitalkanals bezeichnet die Lage der Cowper'schen Drüsen. Die Muskelumhüllung der Analdrüsen erscheint hier ziemlich kräftig und gegenüber dem M. sphincter cloacae externus einigermaßen selbständig. Nicht deutlich ist bei diesem Präparat der Muskelstrang, der von dem M. compressor glandulae analis im engeren Sinne vorbei am Urogenitalsinus zum Arcus pubis zieht, um sich daselbst nahe der Symphyse zu befestigen. Bei unserem Präparat scheint er repräsentirt durch ein ganz schwaches Muskelbündel, das von der Muskelumhüllung der Analdrüse über die seitliche Wandung der Vulva ventralwärts zieht. Hier geht es über in eine schmale Sehne, die auf der ventralen Seite des Urogenitalsinus liegt und mit dem M. sphincter cloacae externus und M. sphincter urogenitalis externus fest verbunden ist. Eben diese Sehne dient noch zwei kleinen Muskeln zum Ansatz, die von beiden Seiten her an den Urogenitalkanal herantreten. Diese Mm. ischio-cavernosi sind bei Felis pardus

sehr kräftig entwickelt. Sie entspringen in relativ breiter Ausdehnung auf jeder Seite an der Stelle des Übergangs vom horizontalen in den ventral aufsteigenden Sitzbeinast.

Deutlich darstellbar ist die Innervation der Mm. sphincter cloacae und urogenitalis externus, sowie des ischio-cavernosus und compressor glandulae analis von außen her aus dem N. pudendus.

In dem Verhalten der Mm. ischio-pubo-caudalis, ilio-caudalis und sacro-caudalis finden wir im Vergleich zur Katze keinen erwähnenswerthen Unterschied. Dessgleichen findet sich am M. spinoso-caudalis nichts Abweichendes.

Ein glatter M. caudo-rectalis ist beim Leoparden recht kräftig entwickelt, sehr schwach dagegen der ebenfalls glatte M. retractor cloacae. Es ließen sich hier nur einige dünne Bündel verfolgen, die von den ersten Schwanzwirbeln entspringend in die Längsmuskulatur des Rectum übergehen.

Bei meinem zweiten, 36 cm langen Exemplar von Felis pardus ♀, das in Alkohol vorzüglich konservirt war, fand ich die gesammte Muskulatur kräftiger entwickelt. Der subcutane M. sphincter cloacae entspringt an der Haut zu beiden Seiten des Schwanzes und umgreift nach einander Schwanzwurzel, Anus und Vulva, wobei ein Theil der Fasern sich jedes Mal in der Mittellinie mit solchen der anderen Seite kreuzt, während der Rest auf derselben Seite weiterläuft. Ganz wenige Muskelzüge strahlen bis nach der Haut des Abdomens, noch 1—2 cm cranialwärts von der Symphyse aus.

Von der Muskelkapsel der Analdrüsen zieht ein deutlich gesondertes Muskelbündel an der Seite der Vulva vorbei zu der Sehne, an welcher beide Mm. ischio-cavernosi inseriren. An dieser gemeinschaftlichen Endsehne befestigen sich bei dem vorliegenden Präparat auch sämmtliche vom M. compressor glandulae analis herkommenden Fasern. Sie scheinen den M. ischio-cavernosus jeder Seite vollständig zu kreuzen. In gerader Fortsetzung nämlich des inserirenden Compressorbündels entspringt auf der anderen Seite der Ischio-cavernosus-Sehne eine kurze Endsehne. Diese befestigt sich, wie bei der Katze die muskulösen Endfasern des M. compressor glandulae analis, im Arcus pubis ganz nahe der Symphyse, am ventral aufsteigenden Sitzbeinast.

In allen übrigen Punkten stimmt die Muskelgestaltung dieses zweiten Exemplars völlig mit der des eben besprochenen überein.

Eine außerordentlich ausgedehnte und sehr bemerkenswerthe

Verbreitung zeigt der M. sphincter cloacae subcutaneus bei einem neugeborenen Felis leo ♀. Auch dieser war in Alkohol vorzüglich konservirt. Von der Schnauze bis zur Schwanzspitze misst er 49 cm. Die Lagerung von Enddarm und Urogenitalkanal verhält sich eben so wie bei den anderen Feliden. Auch das Becken zeigt keine hervorzuhebenden Eigenthümlichkeiten.

Auf der Dorsalseite des Schwanzes, etwa in der Höhe des dritten bis fünften Caudalwirbels entspringen von der Haut quergestreifte Muskelfasern zu beiden Seiten der Medianlinie. Die beiden Ursprungsstellen sind vollständig getrennt. Ein Faseraustausch findet zwischen ihnen nicht statt. Die Muskelbündel ziehen nun von rechts und links her um die Schwanzwurzel herum und kreuzen sich vielfach auf deren ventraler Seite. Die am meisten lateral gelegenen Theile der Muskeln setzen ihren Weg ungekreuzt in ventraler Richtung fort. Ihnen schließen sich die gekreuzten, von der anderen Seite kommenden Bündel an. In derselben Weise kommt es zu einer ringförmigen Umgreifung von Anus und Vulva. Daneben beobachten wir noch eine andere, meines Wissens bisher nie beschriebene Bildung. Wir sehen nämlich, dass zu jeder Seite des geringen Zwischenraumes zwischen Anus und Vulva von dem M. sphincter cloacae subcutaneus noch je ein muskulöser Ring formirt wird. Muskelfasern lösen sich von den am meisten lateral gelegenen Theilen des Anus-Muskelringes auf beiden Seiten los und ziehen in lateraler Richtung. Sie beschreiben dann einen Bogen, lassen ein kreisförmiges muskelfreies Feld zwischen sich und schließen sich hierauf den die Vulva umziehenden Muskeltheilen an. Die von diesem Ring begrenzte Hautpartie erscheint etwas dünner als die übrige Haut. Außerdem ließ sich makroskopisch nichts Auffallendes nachweisen. Es scheint, als ob die verdünnte Hautstelle der stärksten Hervorwölbung der in der Tiefe liegenden Analdrüsen entspricht. Möglicherweise hat Straus-Durckheim ein ähnliches Verhalten an seinen Präparaten von Felis catus domestica beobachtet, und entspricht gerade dieser Theil des subcutanen Sphinctermuskels seinem Compresseur des poches anales. Sehr interessant ist ferner das Verhalten der nach Umgreifung der Vulva theils gekreuzt, theils ungekreuzt nach der Bauchseite des Thieres weiterziehenden Fasern. Sie bilden auf jeder Seite bei unserem Exemplar einen etwa 1 cm breiten, flachen Muskelzug, der eine craniale und zugleich etwas laterale Richtung verfolgt. So bleibt zwischen beiden ein ovales muskelfreies Feld. Rechts enden die

Muskelbündel in der Haut, etwa in der Höhe des Nabels. Links sehen wir ganz vereinzelte Fasern noch höher cranialwärts hinaufreichen und mit einem sehr stark entwickelten, die Ventralseite des Thorax bedeckenden Hautmuskel sich verbinden.

Da bei dem vorliegenden Exemplar durch Eröffnung der Bauchhöhle die Beziehungen einzelner Theile unter einander verwischt waren, gelang es mir nicht, in der Abdominalregion des Muskels seine Innervation zu verfolgen. Im Bereich der Dammorgane schien mir auch der subcutane Sphincter, eben so wie der ihm eng verbundene Sphincter externus von außen her aus dem N. pudendus versorgt zu werden.

Der M. compressor glandulae analis zeigt bei Felis leo ♀ dasselbe Verhalten wie bei Felis pardus. Seine Bündel befestigen sich an der Endsehne der Mm. ischio-cavernosi. Als Fortsetzung des M. compressor erscheint eine kleine Sehne, die von der Ischiocavernosus-Sehne zum ventral aufsteigenden Sitzbeinast sich begiebt und an diesem neben der Symphyse inserirt. Wir werden diese Lagerungsverhältnisse am besten verstehen, wenn wir uns klar machen, dass die beiden Mm. ischio-cavernosi mit ihrer Zwischensehne den Beckenausgang in einer transversalen Richtung durchziehen, jeder M. compressor glandulae analis aber, eben so wie seine kleine Endsehne, in sagittaler Richtung.

In allen übrigen Punkten stimmt unser Exemplar von Felis leo mit den von uns beschriebenen von Felis pardus überein.

Aus der Familie der Musteliden stand mir ein Präparat von Galictis barbara ♀ zur Bearbeitung zur Verfügung. Es handelte sich nur um die herausgeschnittenen Beckeneingeweide eines erwachsenen Thieres, an denen die Muskeln noch nicht freigelegt waren. So viel sich feststellen ließ, besteht hier große Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei Felis catus domestica ♀. Anal- und Geschlechtsöffnung liegen ganz nahe neben einander. Direkt unter der Haut findet sich ein ganz oberflächlicher Muskel. Flächenhaft ausgebreitet umgeben seine zarten Bündel Anus und Vulva größtentheils gemeinsam, nur wenige Fasern bilden einen geschlossenen muskulösen Ring um je eine dieser Öffnungen allein. Eine Fortsetzung des Muskels nach Umgreifung der Vulva in ventraler Richtung lässt sich nicht mehr feststellen. Wir bezeichnen denselben als M. sphincter cloacae subcutaneus. Er steht in inniger Verbindung mit einem tiefer liegenden Muskel, der ganz ähnliches Verhalten zeigt. Der Haupttheil desselben umschließt

Enddarm und Scheide gemeinsam, nur ganz vereinzelt finden wir jedes dieser Organe für sich von zarten Muskelfasern umfasst. Der gemeinsame Ring ist nicht durchaus muskulös. Auf der Ventralfläche der Scheide gehen die von beiden Seiten kommenden Muskelbündel in eine Aponeurose über. Diese letztere dient zugleich zum Ansatzpunkt für zwei kleine dreieckige Muskeln, die von rechts und links an sie herantreten. Wir nehmen nach unseren Erfahrungen bei anderen weiblichen Carnivoren an, dass diese Muskelchen auch bei Galictis barbara vom Sitzbein entspringen und bezeichnen sie als Mm. ischio-cavernosi. Den tiefen Ringmuskel nennen wir M. sphincter cloacae externus. Ein Theil dieses letzteren ist stark hervorgewölbt durch die voluminös entfalteten Analdrüsen und erscheint dadurch selbständiger. Wir bezeichnen diese Portion als M. compressor glandulae analis. Von demselben geht nach unseren Untersuchungen bei Galictis barbara ♀ kein distincter Muskelstrang ab zur Insertion am Arcus pubis.

Der M. sphincter ani externus hat etwa eine Breite von 1—1,5 cm. Von seinem cranialen Rande an, in der Richtung nach dem Becken hinein, sehen wir die Harnröhre und Scheide, weiter cranialwärts die Harnröhre allein von ringförmigen Muskelzügen umgeben. Aus diesen gehen dann schräge und endlich auch der Längsachse der Harnröhre parallele Bündel hervor, die etwa in der Mitte zwischen Vulva und Blase ausstrahlen. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass auch hier die Harnröhre wie bei den Feliden im Verhältnis außerordentlich lang ist.

Wir wenden uns nun weiter zur Betrachtung einzelner Formen des Genus Canis und beginnen mit der Darstellung unserer Befunde bei Canis familiaris ♀. Ich untersuchte vier Unterkörper weiblicher Hunde verschiedener Rassen und Größen, sämmtlich jedoch von ausgewachsenen Thieren stammend. Nur ein Präparat stellte ich frisch her und fand mich hier durch diese Präparationsmethode eben so unbefriedigt, wie ich es bereits bei der Schilderung der weiblichen Katzen aussprach. Wesentlich bessere Resultate erhielt ich bei einem in Alkohol gehärteten Exemplar, gelangte aber zu der Überzeugung, dass eine durchaus sichere Beobachtung am leichtesten durch Chromsäureinjektion, wie ich sie bereits erwähnte, zu erzielen ist.

Alle vier Präparate geben mit nur geringen Unterschieden denselben Befund, wesshalb ich darauf verzichte, jeden derselben einzeln zu beschreiben. Ich ziehe vor, ein allgemeines Bild der Verhält-

nisse beim weiblichen Hund zu entwerfen und im Verlauf der Darstellung etwaige Abweichungen bei dem einen oder anderen Präparate zu erwähnen.

Äußerlich finden wir die Afteröffnung ganz nahe an der Wurzel des Schwanzes, die schlitzförmige Genitalöffnung ziemlich weit davon entfernt, etwa 4—6 cm bei meinem Material von Hunden mittlerer Größe. Die Vulva öffnet sich zwischen den Ansatzstellen der Oberschenkel, in der Gegend des Überganges von der caudalen Fläche des Körpers zur Bauchseite des Thieres.

Ehe wir näher die Anordnung der Muskulatur betrachten, muss uns die eigenthümliche Lage und die Größenverhältnisse von Anus und äußeren Geschlechtsorganen auffallen. Innerhalb des Beckens verlaufen Enddarm, Harnröhre und Genitalkanal eng mit einander verbunden. Mit dem Austritt aus dem Becken findet die Trennung zwischen Enddarm und Urogenitalapparat statt. Der Darm hängt mäßig weit aus dem Becken heraus und ist nicht wie bei den Beutelthieren ventralwärts, sondern nach dem Schwanz hin etwas umgeschlagen. Harnröhre und Vagina sind beim Austritt aus dem Becken fest mit einander verbunden, hängen sehr weit aus dem Beckenausgang heraus und schlagen sich nach der Bauchseite des Thieres um wie bei den Marsupialiern. Überraschend ist bei den weiblichen Hunden die mächtige Entwicklung der Schwellkörper in den Wandungen der Harn- und Geschlechtsausführungsgänge. Corpus cavernosum clitoridis und Bulbi vestibuli besitzen eine so bedeutende Ausdehnung in Länge und Dicke, dass sie vereint mit der Vagina einen Cylinder von erheblichem Durchmesser bilden, wohl vergleichbar einem Penis. Dieser Cylinder biegt sich bei dem Austritt aus dem Becken fast in einem rechten Winkel um, liegt dann im Arcus pubis zwischen den beiden ventral aufsteigenden Sitzbeinästen, biegt sich wieder etwas um, so dass er der Schambeinsitzbeinsymphyse auflagert, und endet zwischen den Oberschenkeln wie oben angegeben wurde. Die Crura des Corpus cavernosum clitoridis sind durch straffes Bindegewebe fest verbunden mit dem Sitzbein und zwar an der Stelle des Übergangs vom horizontalen zum ventral aufsteigenden Ast.

In der Litteratur finden wir nur bei Ellenberger und Baum[1] einige kurze Angaben über die Schwellkörper der weiblichen Hunde. Es geht daraus hervor, dass das Corpus cavernosum clitoridis aus

[1] l. c. 6. pag. 354, 355.

zwei Schenkeln sich aufbaut, die am Arcus pubis entspringen und in der Mittellinie verschmelzen. Außerdem sind in der ventralen und lateralen Wand noch zwei Schwellkörper vorhanden, die ebenfalls median sich vereinigen und mit dem Corpus cavernosum clitoridis in Verbindung treten. Dies Schwellkörperpaar stellt anscheinend die Bulbi vestibuli dar.

Direkt unter der Haut, von dieser in der Gegend der Schwanzwurzel entspringend, finden wir auch bei weiblichen Hunden einen breiten, aber zarten Muskel. Seine Züge bilden von ihrem Ursprung zwischen Schwanzwurzel und Anus nach beiden Seiten divergirend einen Ring um letzteren. Nach Umgreifung desselben konvergiren die Fasern wieder zum Theil nach der Mittellinie hin und gehen hier eine Kreuzung ein. Von da an nimmt der Muskel auf dem Wege nach der Bauchseite des Thieres zu rasch an Ausdehnung ab. Seine letzten Bündel strahlen in die Haut aus in der Gegend der Mitte des Zwischenraums zwischen Enddarm- und Urogenitalmündung. Wir bezeichnen diesen Muskel als M. sphincter ani subcutaneus und heben hervor, dass er aus quergestreiften Elementen besteht, wie die mikroskopische Untersuchung nachweist.

Sehr viel schwächere, aber bei meinen Präparaten fast überall deutliche Muskelzüge beschreiben einen Ring auch um die Vulva in ganz oberflächlicher Lage. Die Fasern entspringen und endigen zum größten Theil an der Haut und lassen an Ursprung und Ansatz Durchkreuzungen wahrnehmen. Die Ursprungsstelle dieses Muskels ist durch einen schmalen muskelfreien Zwischenraum getrennt von der Insertion des M. sphincter ani subcutaneus. Etwa 1—2 cm von der Genitalöffnung entfernt nehmen die Muskelzüge ihren Ausgangspunkt von dem Integument, das die zwischen Anus und Vulva gelegene Strecke bedeckt. Sie endigen nach Umgreifung der Vulva in der Haut der Unterbauchgegend, lassen sich aber auch hier nur auf eine Strecke von ca. 2 cm verfolgen.

Wir sehen in diesem Muskel einen M. sphincter urogenitalis subcutaneus.

Der M. sphincter ani subcutaneus steht durch Faseraustausch in inniger Verbindung mit einem mehr cranialwärts, also in der Richtung nach dem Becken hinein, gelegenen Muskel. Letzterer bildet ebenfalls einen Ring um den Enddarm. Seine größte Breitenausdehnung liegt in einer cranial-caudalen Linie, also parallel zur Längsachse des Rectum. Lockeres Bindegewebe, in dem sich keine Ursprungsaponeurose gesondert darstellen lässt, verbindet den Muskel

mit dem Schwanz. Überhaupt lässt sich keine deutliche Ursprungsstelle für diesen Ringmuskel angeben. Ein Theil der Fasern geht ohne Trennung direkt in einander über, ein anderer Theil scheint von einem bindegewebigen Strang auszugehen, der an der Dorsalseite des Rectum in der Mittellinie eine Raphebildung des Muskels markirt. Von den muskulösen Zügen, die von der Dorsalseite des Enddarmes aus rechts und links um den Anus herumlaufen, geht nach dessen Umgreifung eine Partie eine Kreuzung ein. Der Rest verläuft je auf seiner Seite weiter ventralwärts; ihm schließen sich die von der anderen Seite kommenden gekreuzten Züge an. Hieraus bilden sich zwei ziemlich starke Muskelbündel, die neben einander in gerader Richtung vom Anus zur Vulva ziehen. Auf dem Wege durch den weiten Zwischenraum zwischen den beiden Öffnungen bedecken sie die dorsale Fläche der Scheide. Kurz vor der Vulva senken sich die vom Anus kommenden geraden Muskelzüge in einen Muskel ein, der in Form eines Ringes die Vorhofmündung umgiebt. Im Anschluss an dessen Fasern divergiren auch die Bündel des geraden Muskels nach beiden Seiten hin und gehen eben so wie die des Ringmuskels der Vulva auf der Ventralseite der Clitoris in eine Aponeurose über. Diese dient den von der Dorsalfläche her kommenden Fasern zur Insertionssehne. Auch auf der dorsalen Seite der Vulva sehen wir einen ganz schmalen sehnigen Streifen in der Medianlinie. Derselbe stellt den Mittelpunkt einer Raphe dar, von welcher nach beiden Seiten hin die Bündel des eigentlichen Ringmuskels ausgehen. Der letztere steht durch reichlichen Faseraustausch in inniger Verbindung mit dem bereits beschriebenen M. sphincter urogenitalis subcutaneus.

Der Ringmuskel des Anus wird auf beiden Seiten stark hervorgewölbt durch die voluminösen Analdrüsen. Deren Muskelumhüllung zeigt gegenüber dem Rest des Ringmuskels keine Selbständigkeit.

Zum Theil bedeckt von den geraden Muskeln, die vom Anus zur Vulva ziehen, wie auch von den die Vulva umschließenden Bündeln, findet sich um Scheide und Harnröhre ein tieferer Muskel. Seine Fasern umgeben in cirkulärer Anordnung die Ausführwege des Urogenitalsystems. Die mikroskopische Untersuchung beweist uns, dass wir quergestreifte Muskelgebilde vor uns haben. Die Ausdehnung dieses tiefen Ringmuskels ist eine erheblich weitere als die des oberflächlichen. Seine Fasern behalten etwa 3 cm weit in der Länge des Urogenitaltractus ringförmige Gestalt und gehen dann allmählich in eine schräge und endlich longitudinale, der Längsachse

der Vagina parallele Richtung über. Sie reichen an der Harnröhre in das Becken hinein bis in die Höhe der Symphysenmitte.

Wir erwähnten bereits, dass sich auf der ventralen Seite der Clitoris-Schwellkörper eine Aponeurose befindet, in welche von beiden Seiten her die Züge des ringförmigen oberen Urogenitalmuskels auslaufen. Diese selbe Aponeurose bildet zugleich die Endsehne eines kleinen paarigen Muskels. Letzterer entspringt an der Übergangsstelle des horizontalen zum ventral aufsteigenden Sitzbeinast auf jeder Seite mit kurzer Sehne und wendet sich von hier aus medianund etwas caudalwärts, um unter geringer Verbreiterung in fächerförmiger Gestalt an der genannten Aponeurose zu endigen. Er bildet eine muskulös-sehnige Umhüllung um die Bulbi und Crura des Corpus cavernosum clitoridis. Die Insertionsstellen der von beiden Seiten kommenden Muskeln sind durch einen kleinen sehnigen Zwischenraum getrennt. Ebenfalls vom Sitzbein neben der Ursprungsstelle des eben Geschilderten nimmt ein zweiter paariger Muskel seinen Ausgang. Er entspringt cranial und zugleich etwas dorsal vom vorigen von der inneren Beckenfläche des Os ischii. Als ein schmales Muskelband begiebt er sich von hier direkt medianwärts und divergirt demnach in seinem Faserverlauf von der Muskelumhüllung des Crus clitoridis. Er tritt an die ventrale Seite der Pars membranacea urethrae, da wo dieselbe in die Pars cavernosa übergeht. Hier endigt der Muskel in einer schmalen Sehne, die mit der Ringmuskulatur der Harnröhre fest verbunden erscheint. An dieser selben Sehne befestigt sich auch der entsprechende Muskel der anderen Seite. Wichtig ist das Verhältnis der Venen der Clitoris zu diesem Muskelapparat. Die auf der ventralen Fläche der Clitoris das Blut sammelnden Venen vereinigen sich zu einem unpaaren Stamm. Dieser senkt sich in die gemeinsame Endsehne der beiden Muskeln ein und erscheint fest mit dieser verbunden. Nach dem Durchtritt durch dieselbe verläuft er weiter in das Becken hinein.

Alle bis hierher beschriebenen Muskelgebilde des weiblichen Hundes werden von außen her aus dem N. pudendus innervirt. Nur die Nervenversorgung des M. sphincter ani und urogenitalis subcutaneus ließ sich nicht sicher feststellen.

Um die zahlreichen Muskelzüge, die in ringförmigem Verlauf Anus und Vulva umgeben, sicher aus einander halten zu können, bedürfen wir einer exakten Benennung derselben. Obgleich sie vielfach durch Austausch von Muskelfasern in enger Verbindung mit einander stehen, müssen wir dieselben doch nach ihren hervor-

stechendsten Eigenschaften in eine Anzahl verschieden benannter Muskeln zerlegen. Dem M. sphincter ani subcutaneus, der in der Haut entspringt und inserirt und sich im Wesentlichen in einer zur Längsachse des Thieres senkrechten Ebene ausbreitet, stellen wir den tiefer nach der Beckenhöhle zu gelegenen M. sphincter ani externus gegenüber. Dieser besitzt gar keine Beziehungen zur Haut und zeigt seine größte Breite in einer der Längsachse des Thieres parallelen Richtung. Den Zusatz »externus« halte ich, wie schon bei den weiblichen Feliden erwähnt wurde, für wünschenswerth, um den Charakter dieses Ringmuskels als eines quergestreiften zum Ausdruck zu bringen.

In analoger Weise unterscheiden wir an der Ringmuskulatur der Vulva einen M. sphincter urogenitalis subcutaneus und externus. Letzterer zerfällt in eine oberflächliche und eine tiefe Lage. Unter dieser tiefen Schicht verstehen wir die weit in die Beckenhöhle hineinreichenden Ringfaserzüge.

Die vom M. sphincter ani externus zum oberflächlichen Sphincter urogenitalis externus hinziehenden Muskelbündel zeigen sich so innig im Zusammenhang mit diesen beiden Muskeln, dass wir eine selbständige Benennung nicht für nöthig erachten. Wir führen sie gewöhnlich als »gerade Verbindungszüge« auf.

Die Bezeichnung des paarigen Muskels, der vom Sitzbein ausgehend die Crura clitoridis einhüllt, kann keinem Zweifel unterliegen. Wir nennen ihn M. ischio-cavernosus. Der zweite paarige Muskel, der mit dem vorgenannten am Ursprung eng verbunden nach der Mittellinie zieht, erstreckt sich zwischen Os ischii und Urethra. Daraus ergiebt sich für ihn die Benennung M. ischio-urethralis. Wir gebrauchen damit einen Namen, der meines Wissens zuerst von Ellenberger und Baum[1] beim männlichen Hund angewandt wurde. Wir kommen darauf noch ausführlicher zurück.

Sehr beachtenswerth ist ein von dem eben beschriebenen abweichender Befund, den uns eines unserer Präparate zeigte (vgl. Taf. XII Fig. 5). Hier ist die Grenze zwischen den geraden Verbindungszügen vom Anus her und der oberen Schicht des M. sphincter urogenitalis externus völlig verwischt. Letzterer scheint überhaupt in selbständiger Gestaltung nicht vorhanden zu sein. Es fehlt nämlich auf der Dorsalseite der Vagina die sehnige Scheidewand der Raphe, von welcher aus nach beiden Seiten hin die Ringfasern entspringen.

[1] l. c. 6. pag. 347.

Eine ringförmige Umgreifung der Vulva findet bei diesem Präparat lediglich statt durch Fasern, die aus den geraden Verbindungszügen stammen. An den letzteren zeigt sich nämlich 2—3 cm von der Vulva entfernt ein Ablenken der Muskelbündel von der ursprünglichen dorso-ventralen Richtung; dieselben weichen nach beiden Seiten aus einander, um so die Vulva zwischen sich zu fassen und an einer Aponeurose zu endigen, die die Ventralseite des Urogenitalkanals bedeckt.

Die tiefe Schicht des M. sphincter urogenitalis externus war bei dem in Rede stehenden Exemplar eben so vorhanden wie bei den übrigen Thieren. Auch sonst zeigte sich in der Muskelgestaltung nichts Bemerkenswerthes.

Die vorhandenen Litteraturangaben über die Dammmuskulatur weiblicher Hunde sind nicht reichhaltig. Bei Kobelt[1] finde ich die obere Schicht unseres M. sphincter urogenitalis genauer beschrieben und zwar unter dem Namen M. constrictor cunni. Kobelt beschreibt an demselben eine »vordere« und »hintere« d. h. eine caudale und eine craniale Portion und bildet seinen Befund auf Taf. IV Fig. 2 *mm* und *nn* ab. Ich habe an meinen Präparaten den Ringmuskel nie in solcher Weise getrennt gesehen. Die geraden Verbindungsfasern zum Sphincter ani externus erwähnt Kobelt nicht. Auf der erwähnten Abbildung finden wir auch unseren M. ischio-cavernosus; im Text wird derselbe übergangen.

Weitere werthvolle Bestätigungen unserer Untersuchungsresultate bietet uns nur noch die Monographie über den Hund von Ellenberger und Baum, die sich auf eine sehr ausgedehnte Anzahl von Präparaten stützt, wie in der Einleitung erörtert wird. Diese beiden Beobachter fanden einen M. sphincter ani internus[2], der, hervorgegangen aus einer Verdickung der Ringmuskulatur des Mastdarmendes, aus glatten Elementen sich zusammensetzt. Ihm gegenüber steht der M. sphincter ani externus[3] als quergestreifter Muskel. Derselbe wird in zwei Portionen gesondert, die an meinen Präparaten nicht deutlich waren. Sie sollen beide an der Schweifaponeurose entspringen. Möglicherweise stellt die »orale Portion« nach Ellenberger und Baum unseren M. sphincter ani subcutaneus dar. Nach dem beschreibenden Text und den beigegebenen Abbildungen konnte ich über diese Vermuthung keine Sicherheit gewinnen.

Die geraden Verbindungszüge zwischen Anus und Vulva bezeichnen

[1] l. c. 15. pag. 50. [2] l. c. 6. pag. 305. [3] l. c. 6. pag. 304.

Ellenberger und Baum als After-Schammuskel[1]. Nach ihrer Beschreibung mischen sich diesem auch glatte Fasern aus dem Sphincter ani internus bei. Da ich dem Verhalten des letzteren keine nähere Untersuchung widmete, ist mir dieser Umstand nicht aufgefallen. Die beiden Autoren geben ferner an, dass der After-Schammuskel unter unseren M. sphincter urogenitalis externus sich einsenkt, ein Theil seiner Fasern auch bis nahe an die Schamlippen heranreicht. Als eine bestimmte Partie unserer geraden Verbindungszüge müssen wir jedenfalls auch den Mittelfleischmuskel[2] s. M. perinaei von Ellenberger und Baum ansehen. Sie verstehen unter diesem Namen offenbar die der Mittellinie zunächst verlaufenden geraden Verbindungszüge. Der Muskel geht nach ihrer Beschreibung von den Mm. sphincter ani externus und internus aus. Zum größten Theil verschmilzt er mit der oberflächlichen Lage unseres Sphincter urogenitalis externus. Der Rest der Fasern endigt in der Haut. Diese werden unter dem Namen M. radiatus aufgeführt. Sie entsprechen möglicherweise im Verein mit den früher erwähnten Zügen, die vom After-Schammuskel bis nach den Schamlippen hinreichen, unserem M. sphincter urogenitalis subcutaneus. Hierzu ist wohl auch noch der von Ellenberger und Baum als M. constrictor cunni[3] bezeichnete Muskel zu rechnen. Nach ihren Angaben ist dieser nur schwach entwickelt und umgiebt das äußerste Ende des Scheidenvorhofs in cirkulärer Anordnung. Dorsalwärts steht er in Verbindung mit dem M. perinaei, ventral »strahlt er an den Schenkeln der Clitoris aus«. Diesen M. constrictor cunni fassen die beiden Autoren mit einem M. constrictor vestibuli unter dem gemeinsamen Namen des Constrictor vaginae[4] zusammen. Die Beschreibung des Constrictor vestibuli entspricht im Wesentlichen den Verhältnissen meiner oberflächlichen Schicht des M. sphincter urogenitalis externus. Nur in Betreff der Insertion des Muskels bin ich zu anderer Anschauung gelangt. Nach Ellenberger und Baum »treten seine Fasern ventralwärts zwischen den schwammigen Körper der Clitoris und den eigentlichen Vorhof ein, um sich hier zu verlieren«.

Meine tiefe Schicht des Sphincter urogenitalis externus wird von den genannten Autoren in ganz ähnlicher Weise dargestellt. Über den M. ischio-cavernosus des weiblichen Hundes habe ich keine Mittheilung finden können. Vielleicht bezieht sich auf diesen die Bemerkung[5] »der M. erector clitoridis fehlt«.

[1] l. c. 6. pag. 356. [2] l. c. 6. pag. 357. [3] l. c. 6. pag. 356.
[4] l. c. 6. pag. 356. [5] l. c. 6. pag. 357.

Eben so wenig haben Ellenberger und Baum unseren M. ischiourethralis dargestellt. In wie weit derselbe in der übrigen Litteratur berücksichtigt wird, werde ich in einer folgenden zusammenfassenden Darstellung über alle Carnivoren aus einander setzen.

Durch Bindegewebe mit Enddarm und Urogenitalkanal auf jeder Seite fest verbunden sehen wir aus dem Becken heraus einen kräftigen Muskelkomplex zum Schwanz hinziehen. Derselbe zerfällt in mehrere Portionen, die am Ursprung und auch im weiteren Verlauf deutlich getrennt erscheinen, während an der Insertion eine scharfe Abgrenzung nicht mehr möglich ist.

Ein ventral gelagerter Theil entspringt in der ganzen Länge der Schambeinsitzbeinsymphyse auf jeder Seite derselben, also vom ventral aufsteigenden Sitzbeinast und absteigenden Schambeinast, weiterhin auch noch vom horizontalen Schambeinast bis nach dem Os ilium hin. Von dieser Ursprungslinie aus zieht der Muskel durch die Beckenhöhle hindurch dem Schwanze zu. Im Verlauf verschmälert er sich allmählich und bekommt dadurch eine dreieckige, fächerförmige Gestalt. Er inserirt zur Seite der Mittellinie an den Körpern der ersten Caudalwirbel. Ein Theil seiner Fasern geht auch in die Schwanzaponeurose über.

Eng mit diesem Muskel verbunden verläuft eine laterale Portion. Dieselbe nimmt ihren Ursprung von der Linea arcuata interna des Os ilium, zieht ebenfalls aus dem Becken heraus und inserirt zum Theil mit der vorgenannten vereinigt am Schwanze; zum anderen Theil endigt sie in mehrere zarte, runde Sehnen, die mit denen des nächstfolgenden Muskels untermischt am Schwanze hin verlaufen und einzeln an je einem Schwanzwirbel auf seiner ventralen Seite sich befestigen.

Die dritte dorsale Portion endlich unseres Muskelkomplexes repräsentirt einen dicken, auf der Wirbelsäule lagernden Muskelbauch, der in einzelne große Bündel getrennt erscheint. Jedes derselben zerfällt wieder in eine Anzahl muskulöser Stränge, die in lange, dünne Sehnen übergehen. Diese laufen am Schwanz entlang, jede einzelne in ein besonderes, von der Schwanzfascie gebildetes Fach gebettet. Sie inseriren nach einander an der ventralen Seite der Schwanzwirbel. Seinen Ursprung nimmt dieser Muskel mit zahlreichen einzelnen Zacken von der Seite des letzten Lendenwirbelkörpers und von da an caudalwärts fortschreitend vom Os sacrum und den Körpern einer Reihe von Schwanzwirbeln.

Dieser paarige, durch die Beckenhöhle hindurch zum Schwanz

ziehende Muskelkomplex vereint sich zur Bildung eines Trichters, durch dessen enge schlitzförmige Öffnung die Eingeweide am Beckenausgang heraustreten. Die am meisten ventral, also von der Gegend der Symphyse entspringenden Muskelbündel sind durch Bindegewebe fest mit Enddarm und Urogenitalkanal verbunden. Scheinbar finden auch einige Fasern des Muskels Ansatz an den Wandungen der Eingeweide und verschmelzen mit deren Sphincteren. Die nähere Untersuchung, unterstützt durch Benutzung des Mikroskops klärt uns darüber auf. Die an der Wandung von Rectum und Vagina sich befestigenden Muskelbündel bestehen bei meinen Präparaten aus glatten Elementen und sind nichts Anderes als kräftiger entwickelte und selbständiger erscheinende Theile der Längsmuskulatur von Rectum und Urogenitaltractus. Einige von diesen Fasern durchflechten sich auch mit dem Sphincter ani externus und lassen sich bis in die geraden Verbindungszüge verfolgen, denen beigemischt sie ventralwärts zur Vulva verlaufen.

Bei der Wahl der Namen für diese Muskeln ziehen wir ihre Ursprungs- und Insertionsverhältnisse in Betracht und bezeichnen sie desshalb als M. ischio-pubo-caudalis, ilio-caudalis und sacro-caudalis.

Sie werden alle drei von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirt.

In der Litteratur finden wir bei Ellenberger und Baum nähere Mittheilungen über diese Muskelgruppe. Ihr M. levator ani[1] begreift unsere Mm. ischio-pubo-caudalis und ilio-caudalis in sich. Ihre Beschreibung desselben ist fast völlig übereinstimmend mit der von mir gegebenen. Nur muss ich aufrecht erhalten, dass sich auf meine Präparate der nachfolgende Ausspruch der beiden Autoren nicht anwenden lässt: »Einige Faserbündel strahlen auf eine Aponeurose aus, die zu den Sphincteren des Afters geht.«

Meinen M. sacro-caudalis trennen Ellenberger und Baum in zwei Theile, von denen sie den kleineren medialen als M. flexor s. depressor caudae brevis[2], den mächtigeren lateralen als M. flexor s. depressor caudae longus s. lateralis (curvator coccygis)[3] bezeichnen. Bei dem engen Zusammenhang beider unter einander sah ich mich nicht veranlasst, mich dieser Nomenklatur anzuschließen. Auch Lartschneider[4] spricht von einem M. depressor caudae lateralis

[1] l. c. 6. pag. 303. [2] l. c. 6. pag. 157. [3] l. c. 6. pag. 156.
[4] l. c. 19. pag. 106.

und medialis beim Hunde. Der letztere soll mit seinem Ursprung nur auf die Schwanzwirbel beschränkt sein und nicht bis zum Os sacrum hinaufreichen. Im Übrigen scheinen diese Muskeln, wie auch aus den Abbildungen hervorgeht, mit LARTSCHNEIDER's Beschreibung entsprechender Bildungen bei langgeschwänzten Affen übereinzustimmen und müssen wir auf deren Darstellung verweisen. Hier genügt es festzustellen, dass LARTSCHNEIDER aus anderen Gesichtspunkten die Lagerung der Theile viel eingehender verfolgt hat wie wir, im Allgemeinen aber zu denselben Ergebnissen gelangt ist.

BRONN-LECHE[1] macht über den Dreimuskelkomplex der Hunde dieselben Angaben wie über die entsprechenden Muskeln der Katzen. Auf Grund dieser Mittheilungen BRONN-LECHE's beschreibt auch LARTSCHNEIDER[2] beim Hunde einen paarigen M. pubo-coccygeus und ilio-coccygeus. Er hat beobachtet, dass die beiden Mm. pubo-coccygei mit je einer Sehnenplatte am Schwanz endigen, die sich in der Mittellinie mit der der anderen Seite vereinigt und an dem Periost des zweiten bis sechsten Schwanzwirbelkörpers befestigt. An diese Sehnenplatte sollen jedoch die ventral, am nächsten der Symphyse entspringenden Muskelbündel nicht angeschlossen sein und sich direkt als schmaler Muskelstreif bis zur Schwanzwurzel fortsetzen. Ich habe eine derartig gesonderte Bildung nie beobachtet. Betreffs des Ursprungs und Faserverlaufs stimmen unsere Resultate überein. Dem M. ilio-coccygeus giebt LARTSCHNEIDER eine eigene Endsehne, die aber mit der Sehnenplatte des M. pubo-coccygeus vielfach verbunden ist und am sechsten Caudalwirbel inserirt. Ich sehe in dieser Auffassung keinen erheblichen Unterschied von der meinigen. So weit meine Erfahrungen bei weiblichen Hunden reichen, muss ich auch der Behauptung LARTSCHNEIDER's zustimmen, dass »beim Hunde nirgends eine Verbindung zwischen M. pubo-coccygeus und M. sphincter ani externus besteht. Ein breiter Spalt trennt diese beiden Muskeln der ganzen Länge nach.«

Die von mir hervorgehobene Thatsache eines Zusammenhangs zwischen M. pubo-caudalis und sacro-caudalis bringt LARTSCHNEIDER in folgenden Worten zum Ausdruck: »Der kurze Beuger des Schwanzes tritt noch, auf was ich besonders aufmerksam machen muss, in eine innige Beziehung zu der Sehnenplatte des M. pubo-coccygeus, indem er von ihrer dorsalen Fläche während des Vorbeiziehens zum Theil Muskelfasern bezieht, zum Theil sich dort ansetzt.«

[1] l. c. 2. pag. 752 ff. [2] l. c. 19. pag. 110, 111.

Von quergestreiften Muskeln am Beckenausgang beachten wir endlich noch einen solchen, der auf beiden Seiten an der Spina ischiadica und den angrenzenden Theilen des dorsal aufsteigenden Sitzbeinastes mit kurzer kräftiger Sehne entspringt. Von hier verläuft er schräg median- und caudalwärts, verbreitert sich, um fächerförmige Gestalt anzunehmen und inserirt an den Querfortsätzen der ersten Schwanzwirbel, und zwar nach Ellenberger und Baum[1] des zweiten bis fünften. Sie bezeichnen diesen von mir M. spinoso-caudalis benannten Muskel als M. abductor caudae internus s. coccygeus.

Einen ähnlichen Muskel beschreibt Cuvier[2] bei anderen Thieren und sagt ferner, dass derselbe beim Hunde nur durch ein Muskelband dargestellt werde, das am vierten Schwanzwirbel sich befestigt. Nach Bronn-Leche[3] soll unser M. spinoso-caudalis auch bei Hunden wie bei den Katzen vom Tuber ossis ischii entspringen. Lartschneider[4] lässt ihn wie wir in der Gegend der Spina ischiadica am dorsal aufsteigenden Sitzbeinast entspringen und an den Seiten des zweiten bis sechsten Caudalwirbels inseriren.

Gar nicht erwähnt fand ich bei Ellenberger und Baum zwei glatte Muskeln, denen wir zum Schluss noch unsere Beachtung schenken. Der eine derselben ist unpaar, bei der Hündin kräftig entwickelt. Er löst sich von der glatten Längsmuskulatur des Enddarmes an dessen dorsaler Seite los, noch innerhalb des Beckens, und begiebt sich von hier dorsal- und caudalwärts, um in der Mittellinie am Schwanz zu inseriren. Seine Ansatzstelle entspricht etwa dem fünften bis siebenten Schwanzwirbel. Wir nennen ihn M. caudo-rectalis. Lartschneider[5] weist darauf hin, dass dieser Muskel zwischen den beiden Mm. ischio-pubo-caudales an der Ventralfläche des fünften Schwanzwirbels sich befestigt. Er bezeichnet ihn als Afterschweifband, unter welchem Namen er auch in den Anatomien der Säugethiere geführt sein soll.

Nur schwach ist der zweite paarige Muskel. Er geht aus von dem Körper eines der ersten Schwanzwirbel zu beiden Seiten der Medianlinie auf der Ventralfläche, verläuft caudal- und ventralwärts und legt sich den lateralen Seiten des Enddarmes an. Hier theilt er sich in zwei Bündel. Das eine derselben geht allmählich über in die glatte Muskelwandung des Enddarmes, das andere setzt seinen Weg in ventraler Richtung fort, mischt sich den geraden Verbindungszügen bei und scheint innerhalb der oberflächlichen Schicht

[1] l. c. 6. pag. 156. [2] l. c. 4, I. pag. 276. [3] l. c. 2. pag. 752 ff.
[4] l. c. 19. pag. 126. [5] l. c. 19. pag. 111.

des M. sphincter urogenitalis externus auszulaufen. Wir belegen diesen paarigen glatten Muskel am besten mit dem allerdings etwas langen Namen M. retractor recti et vaginae.

Ganz denselben Befund wie die weiblichen Hunde zeigte ein Exemplar von Nyctereutes spec. ♀, das ich frisch präparirte. Eine gesonderte Beschreibung desselben ist demnach überflüssig. Hervorzuheben ist jedoch, dass hier der oberflächliche M. sphincter urogenitalis externus in engster Verbindung mit den geraden Verbindungszügen stand und eine direkte Fortsetzung derselben repräsentirte. Ein gleiches Verhalten haben wir auch bei einem Exemplar von Canis familiaris ♀ beobachtet und vorstehend näher beschrieben (vgl. Taf. XII Fig. 5).

Bei der Betrachtung der männlichen Carnivoren beginnen wir ebenfalls mit den Feliden und zwar mit Felis catus domestica. Ich untersuchte von männlichen Katzen vier Exemplare. Zwei derselben waren Chromsäurepräparate, eines in Alkohol gehärtet und eines frisch. Sämmtlich boten sie, abgesehen von unwichtigen Unterschieden in Größe und Stärke der Muskeln, dasselbe anatomische Bild.

Was das äußere Aussehen betrifft, so finden wir die Afteröffnung ganz nahe der Schwanzwurzel. Ventral von dieser, nur ganz wenig von ihr entfernt, liegt das Scrotum und noch weiter ventral der frei hervorragende Theil des Penis. Letzterer erscheint im Verhältnis zur Größe des Thieres recht unbedeutend, wenigstens im schlaffen, nicht erigirten Zustand, an frischem sowohl wie an konservirtem Material. Er ragt als geringe Erhebung, geborgen in der Penisscheide, an der ventralen Seite der Basis scroti hervor. Die Mündung des Penis ist im Ruhezustand caudalwärts gerichtet, durch die Erektion des Organs wendet sie sich cranialwärts[1].

Die Form des Beckens ist bereits bei den weiblichen Katzen ausführlich beschrieben und bedarf hier keiner weiteren Erörterung.

Der Enddarm hängt ziemlich weit aus dem Beckenausgang heraus und erscheint nach dem Schwanz zu umgeschlagen. An dessen Wurzel läuft er noch eine kurze Strecke hin, um daselbst zu endigen. Der relativ schwach entwickelte Penis zeigt sich nach Entfernung der Haut als ein immerhin ziemlich langes Gebilde, das sich nach der Bauchseite des Thieres hin wendet. Er ist zum größten Theil seiner Länge durch die Haut des Scrotum und Bindegewebe an der caudalen

[1] Vgl. Cuvier, l. c. 4, VIII. pag. 199, 200, Straus-Durckheim, l. c. 30, II. pag. 325.

Fläche des Thieres angeheftet. Zu beiden Seiten der Peniswurzel liegen die langgestreckten Hoden. Wie Cuvier[1] hervorhebt, unterscheidet sich der Kater von allen anderen Carnivoren dadurch, dass sein Penis durch die Scrotalhaut an der Caudalfläche des Thieres befestigt ist. Bei allen übrigen Vertretern dieser Gruppe finden wir den Penis, geborgen in einer Falte des Abdominal-Integumentes, an der Unterbauchwand gelagert.

Direkt unter der Haut stoßen wir auf einen bei unseren Präparaten ziemlich kräftig entfalteten Muskel. Dieser entspringt von der Haut auf beiden Seiten der Schwanzwurzel. Von hier aus ziehen die Fasern bogenförmig um den Schwanz. Nach dessen Umgreifung gehen die von beiden Seiten herkommenden Bündel zum großen Theil eine Kreuzung ein, die den Zwischenraum zwischen Anus und Schwanzwurzel ausfüllt. Gekreuzte und ungekreuzte Muskelzüge verlaufen dann in breiter flächenhafter Ausdehnung um den Anus herum, an dessen ventraler Seite eine abermalige Durchkreuzung und Verschmelzung von Fasern stattfindet. Die hieraus hervorgehenden Muskelbündel laufen ventralwärts weiter und endigen in der Haut des Scrotum und Präputium.

Dieser oberflächliche subcutane Muskel entsendet in der Cirkumferenz des Afters auch zahlreiche Fasern in die Tiefe nach dem Becken hinein und gelangt dadurch in innige Verbindung mit einem tiefer gelegenen Muskel, der ebenfalls in ringförmigen Zügen den Enddarm umgiebt. Eine deutliche Ursprungsstelle des Muskels ist nicht nachweisbar. Einzelne seiner Fasern scheinen ihren Ausgang zu nehmen von bindegewebigen Zügen, die den freien Raum zwischen Enddarm und Schwanzwurzel ausfüllen. Diese lassen sich jedoch nicht in Form von Ursprungssehnen gesondert darstellen. Während der oberflächliche subcutane Ringmuskel des Afters seine größte Flächenausbreitung in einer transversalen Ebene des Thierkörpers zeigt, besitzt der tiefe Muskel seine größte Breite in einer cranial-caudalen, der Längsachse des Thieres parallelen Richtung. Die Bündel des letzteren endigen nach Umgreifung des Enddarmes zum geringen Theil an einer schmalen bindegewebigen Raphe, die entsprechend der Längsrichtung des Darmes auf der ventralen Seite des Rectum hervortritt. Der Haupttheil des tiefen Ringmuskels setzt sich in zwei schmalen Strängen in ventraler Richtung nach dem Anfangstheil des Penis fort und tritt hier zu dessen Muskulatur in

[1] l. c. 4, VIII. pag. 199.

Beziehungen, die später noch ausführlicher erörtert werden. An dieser Stelle muss vor Allem noch hervorgehoben werden, dass diese Stränge zum größten Theil ihren Ausgang nehmen von einer Portion des tiefen Ringmuskels, die durch ihre Gestaltung gegenüber dem Rest eine gewisse Selbständigkeit beansprucht. Wir finden nämlich auch bei den männlichen Katzen sehr voluminöse Analdrüsen. Die Muskelbedeckung derselben erscheint als eine stark hervorgewölbte Partie des tiefen Ringmuskels. Von hier aus nimmt der Haupttheil der zum Penis ziehenden Stränge seinen Ursprung.

Der Penis beginnt am Beckenausgang mit den beiden kräftig entwickelten Bulbi des Corpus cavernosum penis. Dieselben divergiren stark von einander. Sie sind auf beiden Seiten fest verbunden mit den Beckenknochen durch Vermittlung eines kräftigen Muskels, der sie einhüllt. Dieser Muskel entspringt mit kurzer Sehne vom Sitzbein an der Stelle des Überganges vom horizontalen zum ventral aufsteigenden Sitzbeinast. Seine Fasern laufen über den Bulbus corporis cavernosi penis schräg nach der Medianlinie und zugleich nach der Glans penis hin. Sie endigen an der Aponeurose, die den Penis überzieht. Außerdem besteht noch eine zweite Beckenverbindung des die Bulbi überziehenden Muskels. Derselbe wird nämlich noch durch eine kurze kräftige Sehne, die auf jeder Seite neben der Symphyse entspringt und an der Übergangsstelle vom Bulbus zum Stamm des Corpus cavernosum penis endigt, am Arcus pubis befestigt (vgl. Taf. XI Fig. 6 *C.gla.a*).

Neben der Muskelumhüllung des Bulbus, etwas cranial- und dorsalwärts von dieser gelegen, finden wir einen kleinen Muskel mit anderer Faserrichtung. Er entspringt ebenfalls an der Übergangsstelle vom horizontalen zum ventral aufsteigenden Sitzbeinast, aber von der inneren Beckenfläche des Os ischii. Sein Ursprung ist von dem der Muskelkapsel für den Bulbus nicht zu trennen. Er wendet sich von da rein medianwärts und endigt in einer Sehne, die auf der Ventralseite der Harnröhre liegt, an der Stelle des Überganges von der Pars membranacea zur Pars cavernosa urethrae. Diese selbe Sehne dient auch dem entsprechenden Muskel der anderen Seite zum Insertionspunkt. Auf der ventralen Seite des Penis lagernde Venen vereinigen sich nahe an dessen Basis zu einem unpaaren Stamm. Dieser verbindet sich fest mit der Endsehne der beiden Muskelchen und tritt zwischen dieser und der Harnröhre hindurch, um weiter in das Becken hinein zu verlaufen.

Zwischen den beiden Bulbi des Corpus cavernosum penis sehen

wir zwei muskelumhüllte kugelige Körper, je einer derselben zur Seite der Mittellinie gelegen. Dieselben stehen durch einen kurzen Stiel in Verbindung mit dem Anfangstheil des Penis. Im Übrigen liegen sie frei in lockeres Fettgewebe eingebettet. Der Durchschnitt durch diese Gebilde zeigt, dass dieselben die Cowper'schen Drüsen darstellen.

Die dorsale Seite des Penis ist in ihrem cranialen Drittel bedeckt von einer Muskelmasse, die paarig angelegt ist. Dieselbe geht aus von der aponeurotischen Hülle des Penis. Ihre Ursprungslinie beginnt zu beiden Seiten der Mittellinie und erstreckt sich von hier lateral- und zugleich cranialwärts. Sie greift also von der dorsalen auf die laterale Fläche des Penis über und schreitet dabei von der Glans nach der Wurzel des Penis zu fort. Die am meisten caudal (nach der Spitze des Penis hin) entspringenden Fasern haben longitudinale, der Längsachse des Penis parallele Verlaufsrichtung. Die in der Nähe der Peniswurzel von der Seitenfläche ausgehenden Muskelbündel ziehen senkrecht zu den vorgenannten nach der Mittellinie hin und vereinigen sich hier mit den entsprechenden Fasern der anderen Seite in einer Raphe. Die zwischen diesen eben geschilderten extremen Partien gelegenen Züge des paarigen Muskels zeigen den Übergang von der einen in die andere Verlaufsrichtung. Sämmtliche Fasern befestigen sich an dem schmalen Sehnenstreifen der Raphe. Letzterer findet sich aber nur in geringer Ausdehnung und zwar im cranialen Drittel der ganzen Muskellänge. An dieselbe Raphe treten auch zum Theil die geraden Verbindungszüge heran; andere Portionen derselben senken sich zwischen die querverlaufenden Muskelbündel ein, wieder andere inseriren an der Aponeurose des Crus, da wo dasselbe in den Stamm des Penis übergeht. Auch in die Muskelumhüllung der Cowper'schen Drüsen lassen sich Fasern verfolgen (vgl. Taf. XI Fig. 6 *Sph.u.e.o.* und Textfigur 3 pag. 471).

Der nicht von Schwellkörpern umgebene membranöse Theil der Harnröhre, der vom Beginn des Penis cranialwärts in das Becken hinein sich erstreckt, ist bis zur Gegend der Prostata hin von quergestreifter Muskulatur eingehüllt. Am caudalen Ende der Pars membranacea urethrae sind die Muskelbündel in ringförmigen Zügen angeordnet, weiter cranialwärts verlaufen sie schräg und endlich auch parallel zur Längsachse der Harnröhre, um in der Nähe der Vorsteherdrüse völlig zu verschwinden.

Sämmtliche bis hierher beschriebenen Muskeln der männlichen

Katzen, die vielfache Verbindungen unter einander aufweisen, werden von außen her aus dem N. pudendus innervirt.

Wir haben nun die Benennung dieser komplicirten Muskulatur zu besprechen.

Die oberflächlich liegenden Muskelbündel, die im Wesentlichen an der Haut entspringen und inseriren, fassen wir als M. sphincter ani subcutaneus zusammen. Wir begreifen unter diesem Namen neben den ringförmigen Muskelzügen um den Anus auch die am Schwanz entspringenden und dessen Wurzel umschließenden Fasern, sowie diejenigen, die nach Umgreifung des Anus in die Haut des Scrotum ausstrahlen. Unser M. sphincter ani subcutaneus entspricht demnach dem Sphincter externe Straus-Durckheim's[1]. Diesen nach dem Vorgang Straus-Durckheim's nochmals in drei selbständig benannte Muskeln zu zerlegen, halte ich nicht für geboten. Straus-Durckheim unterscheidet nämlich wie bei der weiblichen Katze einen Sphincter de l'anus, einen Constricteur des poches anales und endlich, entsprechend dem weiblichen Releveur de la vulve, den männlichen Releveur du scrotum[2]. Der letztere wird dargestellt durch die Fasern, die aus dem Ringmuskel des Afters hervorgehend nach der Haut des Scrotum hin ausstrahlen.

Cranialwärts vom M. sphincter ani subcutaneus liegt der M. sphincter ani externus. Beide stehen durch Faseraustausch mit einander in inniger Verbindung. Die Muskelzüge des Sphincter ani externus bilden zum geringeren Theil einen geschlossenen Ring um den Enddarm und vereinigen sich auf dessen Ventralseite in einer Raphe. In ähnlicher Weise beschreibt Straus-Durckheim seinen Sphincter interne de l'anus. Wir halten daran fest, dass ein Sphincter ani internus stets aus glatten Muskelelementen besteht.

Eine größere Portion der Fasern unseres M. sphincter ani externus betheiligt sich nicht an der Vereinigung in der medianen Raphe, sondern zieht gemeinsam mit Bündeln aus der Muskelumhüllung der Analdrüsen ventralwärts zur Verbindung mit einem Muskel auf der dorsalen Seite des Penisschaftes. Diese geraden Verbindungszüge bezeichnet Straus-Durckheim[3] als Muscle recto-caverneux. Wir legen ihnen keinen eigenen Namen bei und führen sie nur als gerade Verbindungszüge auf.

Die jede Analdrüse bedeckende Muskelmasse nebst dem Strang, der von hier aus zu den Muskeln der männlichen Geschlechtsorgane

---

[1] l. c. 30, II. pag. 320. [2] l. c. 30, II. pag. 328. [3] l. c. 30, II. pag. 326.

zieht, trennen wir als M. compressor glandulae analis vom M. sphincter ani externus ab, obgleich beide durch Kreuzungen ihrer Fasern in vielfacher Verbindung stehen. Straus-Durckheim's Constricteur de la poche anale ist ein Theil seines Sphincter externe und entspricht somit nicht unserem M. compressor glandulae analis. Der Constricteur de la poche anale wird vielmehr in der Hauptsache repräsentirt durch die am meisten lateral gelagerten Bündel unseres M. sphincter ani subcutaneus.

Die muskulöse Umhüllung des Bulbus corporis cavernosi penis ist als M. ischio-cavernosus zu benennen. Sie entspringt am Sitzbein und inserirt am Corpus cavernosum. Straus-Durckheim beobachtete den Muskel in ganz demselben Verhalten und bezeichnete ihn ebenfalls als Muscle ischio-caverneux[1]. Cuvier[2] berichtet, dass dieser Muskel bei allen Säugethieren sich findet. Besonders kräftig soll er beim Bären sein. Kobelt[3] hebt hervor, dass der M. ischio-cavernosus des Katers eine völlige, theils muskulöse, theils sehnige Hülle um das Crus corporis cavernosi penis bildet und nicht bloß als ein muskulöses Band sich darstellt, welches auf der caudalen Fläche des Bulbus lagert. Diese Anschauung entspricht durchaus unseren Befunden.

Merkwürdigerweise ist in Straus-Durckheim's Beschreibung der kleine mit dem M. ischio-cavernosus gemeinsam entspringende Muskel gar nicht erwähnt. Ich konnte ihn bei meinen sämmtlichen Präparaten deutlich nachweisen. Mit dem entsprechenden Muskel der anderen Seite gemeinsam inserirt er an einer Sehne, die mit der Ventralseite der Harnröhre fest verbunden ist, an der Stelle des Überganges von der Pars membranacea zur Pars cavernosa urethrae. Obgleich auch dieser Muskel zwischen Sitzbein und Corpus cavernosum — wenn auch in diesem Falle nur dem Anfangstheil des Corpus spongiosum — hinzieht, so ist doch der Deutlichkeit wegen die Bezeichnung als zweiter M. ischio-cavernosus zu vermeiden. Aus seinen Ursprungs- und Ansatzverhältnissen ergiebt sich eben so sehr die Berechtigung zu der von uns bevorzugten Benennung als M. ischio-urethralis. Letzterer Name wurde meines Wissens zuerst von Ellenberger und Baum[4] bei der Beschreibung des männlichen Hundes angewandt, wie wir später noch ausführlicher sehen werden.

Die Litteraturangaben über diesen Muskel werde ich in einer

[1] l. c. 30, II. pag. 325. [2] l. c. 4, VIII. pag. 230. [3] l. c. 15. pag. 30. [4] l. c. 6. pag. 347.

späteren zusammenfassenden Besprechung für alle Carnivoren zugleich aufführen.

Die muskulöse Umhüllung der Cowper'schen Drüsen führen wir als M. compressor glandulae Cowperi auf. Cuvier[1] giebt an, dass diese Drüsen überall, wo sie vorhanden sind, von einer Muskelmasse umgeben werden. Letztere ist nach seinen Untersuchungen bei Felis catus domestica besonders kräftig. Straus-Durckheim erwähnt dieselbe nicht.

Bei der Benennung der Muskulatur am Anfangstheil des Penisschaftes legen wir besonderen Werth auf die wenigen Fasern, die nach Umgreifung des Penis auf dessen Dorsalseite in einer medianen Raphe sich verbinden. Es entsteht so um den Penis ein vollständiger Ring, der ventral von der aponeurotischen Bedeckung, dorsal von Muskelfasern gebildet wird. Daraus leiten wir die Bezeichnung als M. sphincter urogenitalis externus ab. Wir rechnen dazu auch die an Zahl erheblich stärkeren Muskelbündel, die, von der ventralen Aponeurose entspringend, dorsal nicht an die mediane Raphe sich anschließen, sondern in die geraden Verbindungszüge sich fortsetzen.

Straus-Durckheim's Beschreibung dieses Muskels, den er Bulbocaverneux[2] nennt, weicht in etwas von der meinigen ab. Bei den von ihm untersuchten Exemplaren fand sich eine ausgedehntere Vereinigung der von beiden Seiten her den Penisschaft einhüllenden Fasern in einer medianen Raphe auf der Dorsalseite des Organs. Cuvier[3] bezeichnet unseren M. sphincter urogenitalis externus ebenfalls als Bulbo-caverneux und giebt an, dass auch dieser bei allen Säugethieren sich findet.

Von den muskelumhüllten Cowper'schen Drüsen an erstreckt sich in der Richtung nach dem Becken hinein die Pars membranacea urethrae. Wir sehen, dass diese am Anfang von einem völlig geschlossenen muskulösen Ring bedeckt wird, dessen Fasern keine Beziehungen zu Skelettheilen darbieten. An den mehr cranialwärts gelegenen Partien der Harnröhre nehmen die Muskelzüge eine mehr longitudinale Richtung an und strahlen nach der Prostata hin aus. Wir geben dieser Muskulatur ebenfalls den Namen eines M. sphincter urogenitalis externus und stellen sie als tiefe Schicht der vorher beschriebenen oberflächlichen in der Cirkumferenz des cavernösen Theiles der Harnröhre gegenüber.

[1] l. c. 4, VIII. pag. 183. [2] l. c. 30, II. pag. 324. [3] l. c. 4, VIII. pag. 230.

Straus-Durckheim beschreibt den Muskel in derselben Weise unter dem Namen Sphincter de l'urètre[1], identificirt ihn aber durchaus irrthümlich mit dem sogenannten M. Wilsonii, über den außerordentlich viel gestritten wurde, bis dessen Nichtexistenz in neuerer Zeit nachgewiesen wurde.

Eben so wie bei den weiblichen Katzen beobachten wir auch bei den männlichen Thieren einen paarigen Muskelkomplex, der zu beiden Seiten von Enddarm und Urogenitalkanal aus dem Becken heraus dem Schwanz zuzieht. Mit den Eingeweiden ist er durch Bindegewebe fest verbunden, doch finden keine Fasern desselben Ansatz an diesen Organen. Wir unterscheiden auf jeder Seite drei Muskeln, den M. ischio-pubo-caudalis, ilio-caudalis und sacro-caudalis. Von einer wiederholten eingehenden Beschreibung derselben sehen wir ab und verweisen auf unsere Angaben darüber bei den weiblichen Katzen. Der paarige Dreimuskelkomplex wird von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirt; eben so der M. spinoso-caudalis, der, in gleicher Gestaltung wie bei den weiblichen Thieren von der Gegend der Spina ischiadica entspringend, an den Querfortsätzen einiger Schwanzwirbel inserirt.

Zum Schluss betrachten wir noch die glatte Muskulatur, die bei den männlichen Katzen zu Enddarm und Geschlechtsorganen in Beziehung steht.

Auch hier ist ein kräftig entwickelter M. caudo-rectalis vorhanden, der als ein losgelöstes selbständiges Bündel der glatten Längsmuskulatur des Enddarmes erscheint und in der Mittellinie des Schwanzes am fünften bis sechsten Caudalwirbel inserirt.

Ein zweiter glatter Muskel von paariger Anordnung besitzt weit ausgedehnte Verbreitung und kräftige Gestalt. Er entspringt an den ersten Schwanzwirbelkörpern zu beiden Seiten der Mittellinie als ein flaches, circa 1 cm breites Muskelband. Von hier aus verläuft er caudal- und ventralwärts. Er legt sich dabei an die lateralen Theile des Enddarmes und trennt sich hier in zwei Bündel. Das eine derselben löst sich in zahlreiche einzelne Fibrillen auf, die in der glatten Muskulatur des Enddarmes verschwinden. Das andere Bündel, von rundlicher Gestalt, zieht weiter in ventraler Richtung. Es durchsetzt dabei, neben dem entsprechenden Gebilde der anderen Seite verlaufend, die geraden Verbindungszüge vom M. sphincter ani externus zum oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus. Beide

[1] l. c. 30, II. pag. 324.

glatten Muskelstränge kommen nun neben einander auf die dorsale Seite des Penis zu liegen. Durch Faseraustausch treten sie unter einander in enge Verbindung und ziehen über den oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus hin. In letzteren senken sich vereinzelte glatte Fasern ein, um an der Basis des Penis zu inseriren. Die vereinigten glatten Stränge endigen an der Penisaponeurose nahe der Basis der Glans, sowie an der Haut des Präputium. Die von einer gemeinsamen Ursprungsmasse ausgehenden beiden Muskelzüge fassen wir unter dem Namen eines M. retractor recti et penis zusammen.

In Straus-Durckheim's Darstellung finden wir den nach unserer Auffassung einheitlichen Muskel in drei verschieden benannte Theile zerlegt. Die vom zweiten bis dritten Schwanzwirbelkörper zur Muskulatur des Enddarmes sich begebenden Fasern beschreibt er als Muscle caudo-anal[1]. Sein Muscle caudo-caverneux[2] entspringt vom ersten bis zweiten Schwanzwirbelkörper zusammen mit dem caudo-anal und inserirt mit einem Theil seiner Fasern an der Basis, mit einem anderen an der Spitze der Corpora cavernosa. Straus-Durckheim war der Unterschied zwischen glatten und quergestreiften Muskeln noch nicht bekannt, er macht aber doch einen Unterschied zwischen rothen, vom Willen beeinflussten und blassen, automatischen Muskeln. Während er nun seine Muscles caudo-anal und caudo-caverneux den übrigen Muskeln des Perinäum beiordnet, stellt er ihnen seinen Muscle pénien[3] gegenüber. Es erscheint ihm fraglich, ob dieser überhaupt ein Muskel ist oder vielleicht ein automatisches Muskelgebilde repräsentirt. Er lässt ihn entspringen vom Bulbus urethrae zwischen den beiden Cowper'schen Drüsen, am caudalen Rand des tiefen M. sphincter urogenitalis externus. Von da begiebt er sich über die Dorsalseite des Penis zur Basis der Glans und endigt hier in der Haut des Präputium. Es ist klar, dass Straus-Durckheim's Muscles caudo-anal, caudo-caverneux und pénien unserem M. retractor recti et penis entsprechen.

Eine durchaus übereinstimmende Beschreibung giebt Cuvier[4] von diesem Muskel, den er Rétracteur du prépuce nennt. Er hält ihn für eine Eigenthümlichkeit derjenigen Thiere, deren Penis durch eine Falte der Bauchhaut am Abdomen befestigt ist, wesshalb wir ihn bei Felis catus domestica nicht hätten vermuthen sollen.

---

[1] l. c. 30, II. pag. 319. [2] l. c. 30, II. pag. 326. [3] l. c. 30, II. pag. 327.
[4] l. c. 4, VIII. pag. 200.

Weiterhin behauptet Cuvier[1], bei allen denjenigen Thieren, deren Penis zum großen Theil durch eine Hautfalte am Bauch des Thieres befestigt ist, einen eigenthümlichen Muskel gesehen zu haben, dessen Funktion darin bestehen soll, die Vorhaut über die Eichel vorzuziehen, wenn der Penis wieder im Präputium geborgen werden soll. Er bezeichnet diesen Muskel desshalb als Protracteur du fourreau. Über seine Gestaltung macht er folgende Angaben: »Ils s'attachent en avant, par plusieurs languettes, sous l'aponévrose moyenne des muscles du bas-ventre, ou sous leur portion charnue, se rapprochent l'un de l'autre en se portant en arrière, et en réunissant ces languettes, et se fixent, par leur extrémité, sur les côtés de la portion antérieure de ce fourreau.«

Wir sahen bereits, dass bei den männlichen Katzen ein großer Theil des Penis durch die Hautbedeckung des Scrotum an der Caudalfläche des Thieres befestigt ist und sich hierin ein Unterschied gegen die übrigen Carnivoren ausspricht. Desshalb können wir nicht überrascht sein, hier Cuvier's Protracteur du fourreau nicht zu finden. Bei den von uns untersuchten Exemplaren ließ sich keine Spur desselben nachweisen. Auch Straus-Durckheim, den wir stets als einen vorzüglich exakten Beobachter kennen lernten, scheint nichts Ähnliches beobachtet zu haben, da wir bei ihm jede Andeutung darüber vermissen.

Den Mittheilungen Cuvier's entspricht jedoch ein interessanter Befund bei einem anderen männlichen Vertreter der Gattung Felis, nämlich Felis pardus, von dem uns zwei Exemplare zur Untersuchung zur Verfügung standen. Bei ihnen gleicht die äußere Anordnung der Geschlechtsorgane völlig der beim Kater. Der M. sphincter ani subcutaneus ist hier relativ stärker entwickelt wie bei Felis catus domestica ♂. Seine Bündel bilden nach Umgreifung des Anus eine dichte muskulöse Bedeckung der Hoden und strahlen dann zu beiden Seiten des Penis in die Haut des Präputium aus. Ferner entspringt auf der ventralen Fläche der Vorhaut nahe an deren freiem Rand auf jeder Seite der Mittellinie je ein dünnes quergestreiftes Muskelbündel, das von hier aus cranialwärts zieht. Beide divergiren Anfangs auf diesem Wege stark lateralwärts von einander. Jedes derselben breitet sich dann fächerförmig aus und endigt an der oberflächlichen Bauchfascie etwa in der Höhe des Nabels. So bleibt zwischen den beiden flachen Muskeln an der Unterbauchgegend

[1] l. c. 4, VIII. pag. 200.

des Thieres ein ovaler muskelfreier Raum, der in cranialer Richtung in der Gegend des Nabels nicht von Muskelfasern abgeschlossen wird, da hier die beiden Muskeln nicht bis an die Mittellinie heranreichen. Die am meisten cranial liegenden Theile der Muskeln werden überlagert von einer mächtigen Hautmuskelschicht, die die Bauchseite des Thieres bedeckt und nach den Oberschenkeln sich begiebt.

Cuvier's Benennung dieser Muskeln als Protracteurs du fourreau erscheint uns keine glückliche, da deren Funktion offenbar darin besteht, die Eichel von der Vorhaut zu entblößen, also letztere nicht vor-, sondern zurückzuziehen. Die beiden Muskeln wirken also in demselben Sinne wie die glatten Mm. retractores recti et penis. Um einer Verwechselung mit diesen vorzubeugen, hat wahrscheinlich auch Cuvier den Namen gewählt. Ich halte es aus diesem Grunde für richtiger, sie als Mm. praeputio-abdominales zu bezeichnen.

Der übrige Befund bei den beiden männlichen Exemplaren von Felis pardus schließt sich eng an die bei Felis catus domestica ♂ beschriebenen Verhältnisse an. Hervorzuheben ist nur, dass bei den jungen Leoparden der M. ischio-urethralis eine außerordentlich geringe Entfaltung besitzt. Er erscheint dem M. ischio-cavernosus eng angelagert.

Weiterhin berücksichtigen wir aus der Litteratur die Schilderung der Dammmuskulatur noch eines anderen Feliden. Paulet[1] hatte Gelegenheit, einen männlichen Königstiger zu untersuchen und macht über seine Beobachtungen ausführliche Angaben. Die Verhältnisse zeigen große Ähnlichkeit mit unseren Befunden beim Kater. Eine den Anus ringförmig umgreifende Muskelmasse wird als Sphincter anal im Allgemeinen bezeichnet. Diesen trennt Paulet in drei verschiedene Muskeln. Der Muscle rétracteur du scrotum stimmt in seinem Verhalten durchaus überein mit unserem Sphincter ani subcutaneus. Der Sphincter anal proprement dit entspricht unserem Sphincter ani externus. Ein Theil von dessen Fasern zieht nach Umgreifung des Anus ventralwärts und befestigt sich an einer Aponeurose, die in transversaler Richtung das Becken durchzieht und so Enddarm und Urogenitalkanal von einander trennt. Als Muscle constricteur des poches anales endlich beschreibt Paulet im Gegensatz zu Straus-Durckheim einen paarigen Muskelstrang, der vom Sphincter ani externus ausgeht, und zwar von dem-

[1] l. c. 24. pag. 155—165.

jenigen Theil desselben, der die Analdrüsen bedeckt. Dieser schmale Strang zieht von der lateralen Fläche des Sphincter ani externus ventralwärts zur Seite des Penis vorbei, kreuzt den M. ischio-cavernosus auf seiner caudalen Fläche und inserirt im Arcus pubis nahe der Symphyse. Die beiden Mm. ischio-cavernosi verschmelzen mit einander in der Medianlinie auf dem Penis. Schwach entwickelt ist der M. bulbo-cavernosus, unsere oberflächlichste Schicht des Sphincter urogenitalis externus. Sehr kräftig ist dagegen der Compresseur de la glande de Cowper. Derselbe erscheint durch eine Aponeurose getrennt vom oberflächlichen Sphincter urogenitalis externus, steht aber im Zusammenhang mit dessen tiefer Schicht. Von letzterer scheint er nach Paulet's Ansicht abzustammen.

Die Angaben über den M. ischio-urethralis werden wir später im Zusammenhang mit anderen berücksichtigen.

In allen übrigen Punkten scheint die Dammmuskulatur von Felis tigris ♂ nicht wesentlich verschieden zu sein von der des Katers.

In der Besprechung der Perinäalmuskulatur männlicher Carnivoren gehen wir weiter zur Schilderung unserer Befunde bei den Caniden, und zwar zunächst bei Canis familiaris. Ich untersuchte von diesen drei Exemplare, von denen zwei durch Chromsäureinjektion, eines in Alkohol gehärtet war, sämmtlich vorzüglich konservirt. Zwei der Präparate stammten von größeren, eines von einem Hund mittlerer Größe.

Äußerlich bemerken wir die Analöffnung ganz nahe an der Schwanzwurzel, ventral von dieser gelegen. An die Mündung des Rectum schließt sich nach der Bauchseite des Thieres zu eine behaarte, etwas vorgewölbte Fläche an, die in die Scrotalhaut übergeht. Der Hodensack hängt in der Gegend des Überganges von der caudalen zur ventralen Fläche des Thieres herab. Der Penis liegt an der Unterbauchgegend. Er erscheint durch einen behaarten Hautüberzug in einem relativ großen Theil seiner Länge am Abdomen unbeweglich befestigt. Nur in seinem letzten Drittel etwa ist der Penis frei, geborgen in einem Präputium, aus dem bei der Erektion die verhältnismäßig sehr lange Glans penis heraustritt. Die Festigkeit der Ruthe wird durch Einlagerung eines starken Penisknochens erhöht. In schlaffem wie in turgescentem Zustand ist die Mündung des Organs nach dem Kopf des Thieres hin gerichtet.

Das knöcherne Becken der männlichen Hunde ist von dem der Weibchen nicht wesentlich verschieden, und können wir in Betreff desselben auf die Beschreibung des letzteren verweisen. Der Enddarm

hängt weit aus dem Beckenausgang heraus. Die männlichen Schwellkörper sind erheblich mehr in die Länge entwickelt wie bei den weiblichen Thieren. Der Penis beginnt am Beckenausgang mit den stark entfalteten, weit divergirenden Bulbi des Corpus cavernosum penis. Letzteres bildet vereint mit dem Corpus spongiosum einen langen, cylindrischen Körper, der am Arcus pubis durch straffes Bindegewebe befestigt ist, sich dann nach der Bauchseite hin umbiegt und entlang der Schambeinsitzbeinsymphyse cranialwärts verläuft.

An der schmalen Hautbrücke zwischen Schwanzwurzel und Analöffnung entspringen zarte Muskelbündel, die sich an ihrem Ursprung vielfach durchkreuzen. Von hier aus divergiren sie nach beiden Seiten und umgeben den Anus, stets in innigem Zusammenhang mit der Hautbedeckung bleibend. Nach Umgreifung des Rectalendes durchflechten sich die Muskelfasern wiederum und vereinigen sich theilweise in einer medianen Raphe. Nur einzelne dünne Muskelzüge strahlen noch weiter ventralwärts in die Haut des Dammes aus.

Über die Innervation dieses flachen, unbedeutenden Muskels ließ sich nichts Sicheres feststellen. In der Litteratur findet derselbe nur eine kurze Erwähnung bei Ellenberger und Baum[1]. Er wird hier als eine orale Portion des M. sphincter ani externus dargestellt.

Ich ziehe es vor, ihm einen selbständigen Charakter zu geben, indem ich ihm einen besonderen Namen beilege, und zwar den eines M. sphincter ani subcutaneus.

Auch in der Haut des Präputium finden sich Muskelzüge, die nach dem Ergebnis mikroskopischer Untersuchung aus quergestreiften Elementen sich zusammensetzen. Sie bilden eine viel mächtigere und dichtere Schicht als der Hautmuskel in der Umgebung des Anus. Entsprechend der Länge der Peniseichel ist auch die Vorhaut bei männlichen Hunden sehr lang. Direkt unter dem Integument auf der dorsalen Seite des Penis entspringen reichliche, sich durchflechtende Muskelzüge, die dann von der Medianlinie aus nach beiden Seiten hin divergiren und so die Peniseichel umfassen. Die Muskulatur findet sich ausschließlich in den am meisten cranial gelegenen Theilen der Vorhaut, also ganz nahe dem freien Rande der letzteren. Die Muskelbündel endigen an der Stelle des Überganges von dem lateralen in den ventralen Theil des Präputium in der Haut. Dadurch entsteht im Vorhautsack ein nicht völlig geschlossener muskulöser Ring um die im Präputium geborgene Peniseichel.

[1] l. c. 6. pag. 304.

Der Muskel wurde meines Wissens bisher nicht beschrieben. Von woher die Nervenfasern an denselben herantreten gelang mir nicht zu verfolgen. Zu seiner Bezeichnung wähle ich den Namen M. sphincter urogenitalis subcutaneus. Der nicht vollständige Muskelring wird geschlossen durch das subcutane Gewebe des Präputium auf der Ventralseite des Penis. Beziehungen dieses Muskels zu den übrigen muskulösen Apparaten am Beckenausgang ließen sich durchaus nicht nachweisen[1].

Gegenüber diesem Befund ist der M. sphincter ani subcutaneus durch reichlichen Austausch von Muskelfibrillen in Verbindung mit einem zweiten ringförmigen Muskel, der in einer tieferen, der Beckenhöhle näheren Lage den Enddarm umgiebt. Die Fasern dieses Muskels entspringen auf der Dorsalseite des Rectum von einem in der Medianlinie hinziehenden Bindegewebsstreif. Von letzterem gehen nach rechts und links Muskelbündel aus, so dass er eine Raphebildung repräsentirt. Der demnach paarige Muskel umgiebt von beiden Seiten her das Rectalende, nach dessen Umgreifung er sich theilweise durchkreuzt, theilweise in einer median gelegenen Raphe verbindet. Von hier aus ziehen dann zahlreiche gekreuzte und auch ungekreuzte Fasern weiter ventralwärts und treten zu der Muskulatur des männlichen Geschlechtsapparates in Beziehung. Dieser tiefe Ringmuskel besitzt in der Cirkumferenz des Enddarmes eine Breite von 1,0—1,5 cm. Auf beiden Seiten erscheint er stark hervorgewölbt durch die darunter gelagerten Analdrüsen. Deren Muskelumhüllung zeigt gegenüber dem Rest des Muskels wenig Selbständigkeit. Trotzdem ziehen wir vor, dieselbe unter dem Namen M. compressor glandulae analis gesondert neben den Ringmuskel zu stellen, welch letzteren wir als M. sphincter ani externus bezeichnen. Von diesen beiden Muskeln nehmen die zum Penis hinziehenden Fasern ihren Ausgang. Die letzteren werden von uns als gerade Verbindungszüge erwähnt, aber nicht mit einem besonderen Namen belegt.

In der älteren Litteratur finden wir nur bei Paulet[2] ein Eingehen auf die Muskulatur des Anus bei männlichen Hunden. Während wir in der Umgebung des Enddarmes einen M. sphincter ani

[1] Eine subcutane Muskelschicht, die bei meinen Präparaten fehlte, haben Ellenberger und Baum in der Dammgegend männlicher Hunde beobachtet. Sie geben an l. c. 6. pag. 600 Anm.), dass der M. cutaneus maximus die Tunica dartos des Scrotum bilden hilft.

[2] l. c. 24. pag. 157.

subcutaneus und externus sowie einen M. compressor glandulae analis beschrieben, spricht Paulet nur von einem Sphincter de l'anus. Er giebt an, dass einige Fasern desselben an den ersten »Vertèbres coccygiennes« entspringen[1]. Der Ursprung der übrigen Muskelbündel bleibt unerörtert. Die oberflächlich liegenden Theile des Muskels ziehen nach Umgreifung des Anus auf der Dorsalfläche des Penis hin. Diese repräsentiren vielleicht einen Theil unseres M. sphincter urogenitalis subcutaneus. Der Rest des Sphincter de l'anus inserirt nach Paulet's Beschreibung an der Medianlinie der »Aponévrose périnéale«, einem Sehnenblatt, das Enddarm und Urogenitalorgane von einander trennt. Erwähnt wird endlich, dass eine tief gelegene Portion des Muskels in Beziehung steht zu den Analdrüsen und deren Compressor bildet. Paulet hebt ausdrücklich hervor, dass die Muskulatur des Anus völlig getrennt ist von der des Urogenitalapparates. Er stellt die Existenz unserer geraden Verbindungszüge direkt in Abrede, deren Vorhandensein ich trotzdem entschieden aufrecht erhalten muss. Bei Paulet tritt deutlich das Bestreben hervor, die Muskulatur der Urogenitalorgane völlig von der des Anus zu trennen, im Gegensatz zu den Bemühungen einiger Autoren (die er nicht nennt), beim Menschen einen Zusammenhang zwischen beiden festzustellen. Er legt einen großen Werth auf die Darstellung von Aponeurosen, deren Gestalt wir keine besondere Beachtung geschenkt haben, da wir sie als morphologisch gänzlich unselbständige, von den Muskeln unzertrennliche Gebilde ansehen.

Ellenberger und Baum[2] beschreiben neben einem glatten M. sphincter ani internus einen quergestreiften M. sphincter ani externus. An diesem unterscheiden sie beim männlichen Hund drei Portionen, eine orale, mediale und aborale, »welche jedoch vielfach mit einander verschmelzen und desshalb nicht deutlich zu trennen sind«. Dieselben scheinen im Wesentlichen den drei von uns unterschiedenen Muskelringen des Enddarmes zu entsprechen. Sie sollen sämmtlich von der Schwanzaponeurose entspringen. Aus der medialen Portion gehen nach Angabe der beiden Autoren Fasern hervor, die in die Muskulatur der männlichen Geschlechtsorgane ausstrahlen.

Auch bei den männlichen Hunden sollten wir erwarten, Cuvier's Protracteurs du fourreau (vgl. pag. 458) zu finden, da bei ihnen die

[1] Da Paulet keine Unterscheidung zwischen Vertèbres coccygiennes und caudales angiebt, so ist wohl anzunehmen, dass beide Bezeichnungen für ihn gleichbedeutend sind.

[2] l. c. 6. pag. 304.

Ruthe am Abdomen durch das Integument zum großen Theil befestigt wird. Bei unseren Präparaten ließ sich derselbe nicht entdecken. Auch in der ausführlichen Bearbeitung der Anatomie des Hundes von Ellenberger und Baum, die sich auf eine ungewöhnlich große Zahl von Präparaten gründet, ist kein Muskel erwähnt, der der Beschreibung Cuvier's entspräche.

Die Bulbi des Corpus cavernosum penis sind überlagert von einer starken Muskelschicht. Deren Fasern entspringen mit kurzer starker Sehne an der Übergangsstelle vom horizontalen zum ventral aufsteigenden Sitzbeinast. Von hier aus ziehen sie über den Bulbus, den sie zum großen Theil einhüllen, schräg nach der Mittellinie zu, zugleich nach der Spitze des Penis hin gerichtet. Sie endigen in der den Penis bedeckenden starken Aponeurose, da wo die Crura der Bulbi in den Stamm des Corpus cavernosum sich einsenken. Dieser paarige Muskel, der zwischen Os ischii und Corpus cavernosum sich ausdehnt, wird von uns als M. ischio-cavernosus bezeichnet.

Wir finden also auch hier, dass der M. ischio-cavernosus nicht ein Muskelband vorstellt, das auf der Caudalfläche des Crus corporis cavernosi penis hinläuft, sondern vielmehr eine muskulöse Umhüllung der Bulbi desselben bildet. Kobelt[1] hat diesen Umstand zuerst hervorgehoben. Paulet[2] begnügt sich mit der kurzen Bemerkung, dass der M. ischio-cavernosus des Hundes dem des Menschen gleicht.

Cowper'sche Drüsen sind bei Hunden nicht vorhanden[3].

Im engsten Anschluss an die Mm. ischio-cavernosi finden wir auf beiden Seiten noch andere Muskeln in wechselnder Zahl, die bei unseren verschiedenen Präparaten sehr abweichendes Verhalten zeigen, wesshalb wir in diesem Punkt jedes derselben gesondert betrachten müssen.

Im einfachsten Fall finden wir die Verhältnisse auf beiden Seiten gleich, und zwar folgendermaßen: Neben dem M. ischio-cavernosus besteht nur noch ein Muskel, der ebenfalls vom Os ischii an der Stelle des Überganges vom horizontalen zum ventral aufsteigenden Sitzbeinast ausgeht. Der Ursprung ist eng verbunden mit dem des M. ischio-cavernosus und schließt an diesen cranial- und etwas dorsalwärts an. Er liegt an der inneren Beckenfläche des Os ischii. Im weiteren Verlauf divergiren die Fasern dieses zweiten kräftig

[1] l. c. 15. pag. 30. [2] l. c. 24. pag. 160.
[3] Vgl. Cuvier, l. c. 4, VIII. pag. 182. Paulet, l. c. 24. pag. 165.

entwickelten Muskels von denen des M. ischio-cavernosus. Wir sahen, dass letzterer im Wesentlichen medianwärts und zugleich nach der Spitze des Penis hin gerichtet ist. Der erstere zieht nur medianwärts und inserirt an einer Sehne, die die Ventralseite der Harnröhre bedeckt und mit deren oberflächlicher aponeurotischer Bekleidung fest verbunden ist. Dessgleichen steht sie mit dem Arcus pubis durch straffe Bindegewebszüge in Verbindung. An diese selbe Endsehne setzt sich auch der entsprechende Muskel der anderen Seite an. Bemerkenswerth ist, dass die gemeinsame Sehne in naher Beziehung zu den Dorsalvenen des Penis zu stehen scheint. Wir sehen an der Basis des Penis auf dessen Ventralseite zwei starke Venen hinziehen. Dieselben vereinigen sich nahe am Arcus pubis zu einem unpaaren Stamm. Dieser scheint sich in die erwähnte Sehne einzusenken. Er ist mit derselben so fest verbunden, dass nur künstlich eine Trennung zwischen beiden konstruirt werden kann. Nach dem Durchtritt durch die Sehne verläuft die Vene, in lockeres Gewebe eingebettet, weiter in die Beckenhöhle hinein.

Bezüglich der Benennung dieses paarigen Muskels stimme ich völlig mit den Ansichten von Ellenberger und Baum[1] überein, die denselben in weniger ausführlicher, aber im Ganzen übereinstimmender Weise beschreiben. Wir bezeichnen ihn als M. ischio-urethralis (vgl. Textfigur 3 und 4 *M.i.u.* pag. 471, 472).

Zwei von unseren Präparaten zeigen die eben beschriebene Anordnung. Das dritte bietet auf beiden Seiten verschiedene Befunde. Links finden wir im Ganzen vier, rechts drei Muskeln, die vom Sitzbein zu den männlichen Geschlechtsorganen sich begeben. Die Mm. ischio-cavernosi und ischio-urethrales verhalten sich auf beiden Seiten gleich und entsprechen der eben gegebenen Darstellung. Ein drittes Muskelpaar besitzt ebenfalls auf jeder Seite gleiche Gestaltung. Es ist ein kleiner schmaler Muskel, der im innigen Anschluss an den M. ischio-cavernosus vom Sitzbein ausgeht. Sein Ursprung liegt aber nicht cranial vom M. ischio-cavernosus und an der inneren Beckenfläche wie der des M. ischio-urethralis, sondern am caudalen Sitzbeinrand, dorsal an den des M. ischio-cavernosus sich anschließend. Seine Fasern divergiren ebenfalls von denen des benachbarten Muskels, da sie schräg median- und dorsalwärts ziehen, woselbst sie an einer Aponeurose inseriren, die den Bulbus des Corpus spongiosum bedeckt. Die Ansatzstellen der von beiden Seiten an diesen Bulbus

[1] l. c. 6. pag. 347.

herantretenden kleinen Muskeln sind von einander getrennt durch eine kräftige Muskelmasse, die auf der Dorsalseite des Penis liegt und später ausführlicher beschrieben wird.

Dem eben dargestellten kleinen Muskel legen wir keinen besonderen Namen bei und fassen ihn mit dem M. ischio-cavernosus zusammen.

Auf der linken Seite finden wir bei unserem Präparat noch einen weiteren kleinen Muskel, der am Ansatz eng zusammenhängt mit dem M. ischio-urethralis. Am Ursprung sind beide weit getrennt. Dieses sehr zarte dünne Muskelgebilde geht ebenfalls von der inneren Beckenfläche des Sitzbeins aus, aber vom horizontalen Aste, etwa $^1/_2$ cm vom Ursprung des M. ischio-urethralis entfernt. Mit letzterem fassen wir es zusammen wegen der engen Verbindung am Ansatz und belegen es nicht mit einem eigenen Namen.

An dieser Stelle scheint es mir angebracht, im Zusammenhang die Litteraturangaben über diese in transversaler Richtung das Becken durchziehenden Muskeln bei allen untersuchten Carnivoren zu besprechen. Die Mittheilungen der verschiedenen Forscher sind zahlreich, aber theilweise unbestimmt und ungenau. Sie bedürfen deshalb einer eingehenden kritischen Beurtheilung und präcisen Sichtung.

Zuerst beschäftigen wir uns mit den männlichen Thieren.

Cuvier[1] giebt an, dass er beim Bären, Waschbären und Hunde einen kleinen paarigen Muskel beobachtet habe, dessen fleischige Fasern von den Crura des Corpus cavernosum penis ausgehen. Die von beiden Seiten kommenden Muskeln vereinigen sich in einer mittleren Sehne, die am Penis »au dessous du pubis« sich befestigt. Auf diese Beschreibung Cuvier's bezieht sich Kobelt[2] und bemerkt ferner, dass Houston dieselben Muskeln ebenfalls beim Hunde und auch beim Dachse beobachtet habe. Kobelt beschreibt dieselben folgendermaßen: »Wo ich ihn (den paarigen Muskel) fand, waren seine Primitivbündel quergestreift. Er entspringt entweder nach innen vom Tuber ischii (Hund) oder von der hinteren Fläche des Ruthenschenkels (Kater), läuft, mit dem anderseitigen konvergirend und sich allmählich verjüngend, gegen den Scheitel des Schoßbogens und endet hier in eine schmale, bandartige Sehne, welche über der Vena dorsalis mit der anderseitigen zusammenfließt. Unmittelbar unter und hinter der Vene, die nur auf dieser kurzen Strecke unpaar erscheint, ist aber ein straffes, fibröses Bändchen von einer Seite nach der anderen

[1] l. c. 4, VIII. pag. 234, 235. [2] l. c. 15. pag. 22.

quer herüber gespannt, gegen welches dieses rückführende Gefäß durch jene gemeinschaftliche Sehne angepresst werden muss.« Er nennt diesen Muskel den Compressor venae dorsalis und beobachtete denselben beständig beim Hunde, Kater, Haus- und Edelmarder und Iltis.

Beim Kater beschreibt Straus-Durckheim[1] einen als Périnéen benannten Muskel, den er als den Transversus der menschlichen Anatomie bezeichnet. Er sagt, derselbe bilde beim Kater »ein kleines, von jedem anderen wohl unterschiedenes Bündel, das auf der inneren Fläche des Os ischii, unterhalb der Tuberositas und oberhalb des Ursprunges des M. ischio-cavernosus entspringt, dann nach innen und etwas nach oben zieht und mit dem vorderen Rand des Sphincter interne (also unseres Sphincter ani externus) verschmilzt«.

Lesshaft[2] schildert einen ähnlichen Muskel beim Menschen als M. transversus urethrae, worauf wir später zurückkommen werden. Fernerhin giebt er folgende, zunächst für uns wichtigere Mittheilung: »Beim Hunde ist dieser Muskel sehr gut ausgesprochen. Er beginnt auch vom Randtheil des absteigenden Schambeinastes über der Befestigung der Corpora cavernosa, richtet sich nach innen und vorn, zeigt Anfangs längs seinem hinteren, inneren Rande eine stark ausgesprochene Sehne, in die er endlich übergeht, sich unter dem Lig. arcuatum pubis in einen oberen und unteren Ast theilt und mit dem entsprechenden Aste der entgegengesetzten Seite verschmilzt, so dass zwischen diesen Ästen eine querovale Öffnung bleibt, die von ihnen begrenzt wird. Vom Rande der oberen Äste geht ein Fortsatz nach oben, der sogleich mit dem Lig. arcuatum pubis verschmilzt. Vom Rande der unteren Äste geht ein dünner Fortsatz nach unten und vorn zur oberen Fläche der Fascia pelvis, mit der er verschmilzt. Durch diese Öffnung geht die Vena dorsalis penis. Eine Verbindung der Sehnenäste dieses Muskels mit der Harnröhre habe ich nicht gefunden.«

Paarige, vom Sitzbein nach der Medianlinie ziehende Muskeln schildert mit großer Ausführlichkeit Paulet[3] bei verschiedenen von ihm präparirten Thierformen. Er fasst dieselben unter dem Namen Muscle transverse zusammen. Er beginnt seine Auseinandersetzungen mit der Bemerkung, dass er bei den von ihm untersuchten Carnivoren nie einen »transverse superficiel ou transverso-anal« beobachtet habe.

---

[1] l. c. 30, II. pag. 321. [2] l. c. 21 a. pag. 47. [3] l. c. 24. pag. 160—164.

Seinen »transverse« oder »transverso-uréthral« fand er beim Hund, Wolf und Königstiger.

Zugleich stellt er fest, dass denselben Muskel Straus-Durckheim beim Kater, Cuvier beim Bären, Waschbären und Hund beschrieben haben, wenn auch nur kurz und unexakt. Eben so flüchtig geht Chauveau[1] darüber hinweg, wenn er die Muscles transverses als zwei Muskelbündel schildert, die, von den Peniswurzeln ausgehend, an einer gemeinsamen Sehne auf dem Penisrücken inseriren.

Paulet's Befunde zeigten Abweichungen bei seinen verschiedenen Präparaten, wesshalb er jedes derselben gesondert beschreibt. Beim Hunde lässt er den Muscle transverse von der inneren, der Beckenhöhle zugewandten Seite des horizontalen und ventral aufsteigenden Sitzbeinastes entspringen. Er wendet sich auch gegen die Behauptung mancher Naturforscher, dass dieser Muskel von der fibrösen Bedeckung des Corpus cavernosum penis ausgehen soll. Dem gegenüber konstatirt er, dass die Ursprungsfasern des Transverso-uréthral durch eine Aponeurose von der sehnigen Umkleidung der Crura penis getrennt sind. Hierin geht er entschieden zu weit, indem er auch hier wie an manchen anderen Stellen den aponeurotischen Bildungen eine viel zu große Selbständigkeit gegenüber den Muskeln zuerkennt. Der Ansatz beider Muscles transverso-uréthrals liegt nach Paulet's Beobachtung an einer gemeinsamen Sehne, die über die Ventralseite der Harnröhre hinzieht, mit deren Muskelbekleidung sie fest verbunden ist, und zwar an der Stelle des Überganges von der Pars membranacea in die Pars cavernosa urethrae. Ventral von der gemeinsamen Endsehne, also zwischen dieser und der Symphyse, sollen die Dorsalvenen des Penis in das Becken hinein zum Plexus Santorini ziehen.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie beim Hund fand Paulet beim Wolf. Bei letzterem fiel ihm nur auf, dass der M. transverso-uréthral beim russischen Wolf erheblich kräftiger entwickelt war als beim französischen.

Beim Königstiger endlich erscheint der M. transverso-uréthral auf beiden Seiten in zwei Theile gespalten, von denen jeder in einer eigenen aponeurotischen Hülle geborgen ist. Die oberflächliche, mehr caudal gelegene Portion inserirt an gemeinsamer Endsehne an der Vereinigungsstelle der Crura penis, die tiefere craniale Portion verhält sich eben so wie der einfache Muskel beim Hunde. Sie tritt

[1] Citirt nach Paulet.

mit ihrer Endsehne an die muskulöse Umhüllung der Harnröhre nahe dem Bulbus corporis spongiosi. Wohl zu beachten ist, dass beide Insertionsstellen auf der Ventralseite des Urogenitalkanals liegen.

Vergleichen wir nun die vorstehenden Litteraturangaben mit den von uns gewonnenen Befunden, so gelangen wir zu folgenden Ergebnissen. Cuvier's unbestimmte Beschreibung eines von ihm nicht benannten paarigen Muskels wird von Kobelt in klarerer Form zum Ausdruck gebracht. Die Verhältnisse beim Hund stellt Kobelt in ähnlicher Weise wie wir dar, und sein M. compressor venae dorsalis stimmt mit unserem M. ischio-urethralis überein. Nur den Ansatz des Muskels hat Kobelt noch genauer feststellen können als es uns möglich war.

Dasselbe gilt von den ausführlichen Angaben Lesshaft's. Seine Bemerkung, dass die Sehnenäste seines M. transversus urethrae keine Verbindung mit der Harnröhre aufweisen, erscheint mir nicht als eine erhebliche Meinungsverschiedenheit.

Cuvier hatte behauptet, das Muskelpaar nähme seinen Ausgang von den Crura corporis cavernosi penis. Kobelt modificirt diese Angabe nur in Bezug auf den Hund, lässt sie aber beim Kater in Geltung. Auch Chauveau vertritt die Anschauung Cuvier's. Hiergegen wendet sich Paulet und trennt den M. ischio-urethralis völlig ab von der aponeurotischen Bedeckung der Crura penis. Nach meinen Beobachtungen stehen beide gerade in sehr nahen Beziehungen, da der M. ischio-urethralis in engstem Anschluss an den M. ischio-cavernosus entspringt. Durch diesen Umstand wurde wahrscheinlich auch die Beschreibung von Cuvier, Kobelt und Chauveau veranlasst. Im Widerspruch mit allen anderen Beobachtern stellt Paulet fest, dass die Vena dorsalis penis nicht zwischen der Harnröhre und der Endsehne der Mm. ischio-urethrales, sondern zwischen letzterer und der Symphyse verläuft. Im Übrigen stimmen unsere Befunde überein.

Ob Straus-Durckheim's Périnéen unserem M. ischio-urethralis in der That entspricht, ist schwer zu entscheiden. Paulet scheint dies anzunehmen, wozu ja auch die Beschreibung seines Ursprungs berechtigt. Dagegen hat kein anderer Autor einen Übergang dieses Muskels in den Sphincter ani externus geschildert. Auch ich habe Ähnliches nie beobachtet.

Neben seinem M. compressor venae dorsalis kennt aber Kobelt beim Hunde noch einen zweiten paarigen Muskel, der quer durch

das Becken zur Mittellinie zieht[1]. Er legt demselben keinen eigenen Namen bei. Er lässt ihn entspringen von dem abgerundeten hinteren Ende des Bulbus corporis cavernosi penis. Von hier aus ziehen die Fasern medianwärts und enden gemeinsam mit dem entsprechenden Muskel der anderen Seite in einer Sehne, die auf der Ventralseite des Bulbus corporis spongiosi nahe am Anfang der Pars membranacea urethrae liegt.

Einen ganz ähnlichen Muskel haben wir beschrieben. Bei unserem Präparat entsprang derselbe jedoch nicht vom Bulbus corporis cavernosi penis, sondern ganz nahe von dessen Befestigungsstelle am Sitzbein. Wir fassten ihn ohne besonderen Namen mit dem M. ischio-cavernosus zusammen.

Was die Verhältnisse bei den weiblichen Carnivoren anlangt, so finde ich nur bei Kobelt[2] eine diesbezügliche kurze Angabe. Er sagt, er habe bei der Hündin, Katze und den Weibchen der Marder und Iltisse eine ganz analoge Muskeleinrichtung zur Hemmung des Rückflusses durch die »Vena dorsalis« gefunden wie bei ihren Männchen. Wir verstehen darunter den M. ischio-urethralis der weiblichen Hunde. Bei den Katzen wird diese Muskeleinrichtung offenbar repräsentirt durch den M. ischio-cavernosus und nicht durch ein selbständigeres Gebilde. Dasselbe gilt von den beiden anderen von uns untersuchten Feliden, Felis leo und Felis pardus, während Nyctereutes dieselben Verhältnisse wie Canis familiaris darbietet. Bei Galictis barbara ♀ konnten wir über diesen Punkt keinen sicheren Aufschluss erlangen.

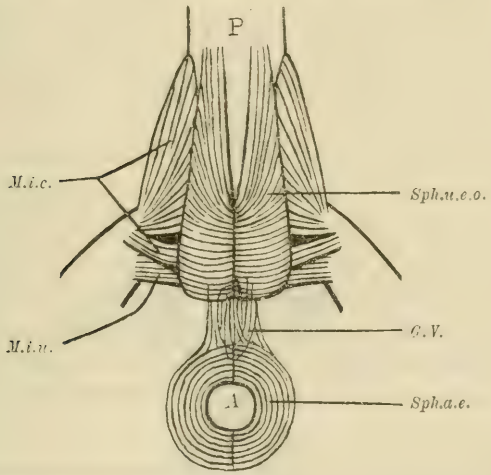
Dem Anfangstheil des Penis zwischen den beiden Mm. ischio-cavernosi lagert auf der Dorsalseite ein mächtiger Muskel auf. Ich fand denselben bei den drei untersuchten Hunden nicht durchaus in gleicher Weise entwickelt; zwei der Präparate zeigten nur geringe unerhebliche Unterschiede, während der dritte ein wesentlich anderes Bild darbot. Ich werde das letztgenannte zuerst beschreiben und daran erst die Schilderung der offenbar häufigeren Gestaltung des Muskels anschließen.

Die dorsale Seite des Penis ist nur in ihrem cranialen Drittel von muskulösen Theilen bedeckt. Von der Basis der Glans an bis nahe zur Insertion der beiden Mm. ischio-cavernosi sehen wir den Schaft des Penis nur von einer Aponeurose überkleidet. Zwischen den Ansatzstellen der Mm. ischio-cavernosi, noch etwas weiter nach der Spitze

[1] l. c. 15. pag. 23. [2] l. c. 15. pag. 51.

des Penis hinaufreichend, entspringen Muskelfasern zu beiden Seiten der Mittellinie in großer Ausdehnung von der Aponeurose (vgl. Textfigur 3). Während hier die Ursprungsstelle ganz nahe an der Medianlinie liegt, entspringen an den mehr cranialen Theilen des Penis die Fasern lateralwärts und kommen von den seitlichen Partien der Schwellkörper her. Wir können uns sonach das Ursprungsgebiet dieses Muskels auf jeder Seite in einer Linie denken, die von der Mittellinie lateralwärts und zugleich in der Richtung nach dem Becken hineinzieht. Da der Ursprung nicht viel über die Ansatzstelle der Mm. ischio-cavernosi nach der Spitze des Penis zu hinausreicht, so ist klar,

Fig. 3.



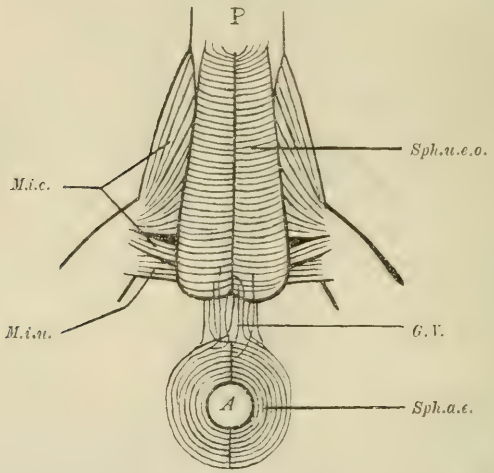
Dammmuskulatur eines Hundes I von der Caudalfläche gesehen, schematisch. *A.* Anus. *P.* Penis. *M.i.c.* M. ischio-cavernosus. *M.i.u.* M. ischio-urethralis. *Sph.u.e.o.* oberflächlicher M. sphincter urogenitalis. *Sph.a.e.* M. sphinctef ani externus. *G.V.* gerade Verbindungszüge.

dass dieser Muskel nur einen geringen Theil des Penisschaftes, vielmehr im Wesentlichen den freien Bulbus corporis spongiosi überkleidet. Seine Fasern verfolgen von ihrem Ursprung aus zugleich eine Richtung median- und cranialwärts. Je nach der Lage des Ursprungs herrscht unter den Muskelbündeln die eine oder andere dieser beiden Richtungen vor. Die am meisten caudal (nach der Spitze des Penis hin) und nahe der Medianlinie entspringenden Muskelzüge verlaufen im Wesentlichen cranial nach der Beckenhöhle zu. Ein Abweichen nach der Mittellinie hin ist nicht vorhanden. So liegen Anfangs die auf beiden Seiten entspringenden Muskelstränge nahe neben einander, ohne durch Faseraustausch mit einander

in Verbindung zu treten. Je weiter entfernt von der Mittellinie und je näher dem Beckenausgang die Theile des Muskels entspringen, um so mehr wird aus der cranialen, der Längsachse des Penis parallelen, eine mediale, quere Verlaufsrichtung. Gegen das freie Ende des Bulbus corporis spongiosi hin treffen dann die von beiden Seitenflächen kommenden Fasern in der Mittellinie auf einander und inseriren gemeinsam an einem schmalen Sehnenblatt, das in der Längsachse des Penis gestellt ist. An dieser selben Raphe befestigen sich auch die mehr caudal entspringenden Bündel mit longitudinaler und schräger Verlaufsrichtung.

Die vom M. sphincter ani externus abstammenden geraden Verbindungszüge treten zu diesem Muskel, der den Anfangstheil des

Fig. 4.



Dammmuskulatur eines Hundes II von der Caudalfläche gesehen. Schematisch. Dieselbe Erklärung wie Textfigur 3.

Penis bedeckt, in Beziehung. Ein Theil derselben senkt sich zwischen die querverlaufenden Fasern ein, ein anderer nimmt oberflächlich einen bogenförmigen Verlauf und findet Anschluss an dem medianen Bindegewebsstreifen.

Bei meinen anderen beiden Präparaten männlicher Hunde ist das Ursprungsgebiet des in Rede stehenden Muskels dasselbe, wie eben beschrieben wurde. Ein Unterschied lässt sich nur im Faserverlauf feststellen (vgl. Textfigur 4). Bei allen Theilen des Muskels überwiegt hier die mediane Verlaufsrichtung über die longitudinale. Das mediane bindegewebige Septum reicht sehr viel weiter nach der Spitze des

Penis hin und sämmtliche Muskelbündel befestigen sich daran, ohne eine Strecke getrennt neben einander in der Längsachse des Penis hinzuziehen. So bilden die Fasern um den Bulbus des Corpus spongiosum und den Anfangstheil des Penis einen muskulösen Halbring. Dieser wird zu einem vollständigen Ring um den Urogenitalkanal ergänzt durch die aponeurotische Bedeckung auf der Ventralseite der Schwellkörper, von welcher die Muskelfasern entspringen. Aus dieser Überlegung leiten wir die Benennung dieses Muskels ab und bezeichnen ihn demnach als M. sphincter urogenitalis externus.

In der Litteratur ist dieser Muskel bei Hunden von PAULET[1] nur kurz erwähnt. Er nennt ihn Muscle bulbo-caverneux und begnügt sich mit der Bemerkung, dass derselbe nichts Eigenthümliches darbiete. Das Vorhandensein einer Verbindung zwischen den Mm. sphincter ani und sphincter urogenitalis externus, wie sie unsere geraden Verbindungszüge vermitteln, stellt PAULET in Abrede. Wir haben uns mit dieser Frage schon früher beschäftigt. ELLENBERGER und BAUM[2] scheinen sich der Ansicht PAULET's anzuschließen. Die geraden Verbindungszüge werden von ihnen beim männlichen Hund nicht aufgeführt. Auch sie bezeichnen unseren M. sphincter urogenitalis externus als M. bulbo-cavernosus. Ihre Schilderung ist im Übrigen von der unserigen nicht erheblich abweichend. Sie geben noch an, dass zwei Muskelschenkel sich »vom aboralen Theil« des Muskels loslösen und mit einem später zu beschreibenden glatten Muskel nach der Spitze des Penis hinziehen, wo sie an der Albuginea enden.

Außer dieser dem cavernösen Theil der Harnröhre angehörenden Muskulatur beobachten wir auch um die Pars membranacea urethrae eine ringförmige Muskelschicht. Letztere beginnt cranial vom Bulbus urethrae und reicht von da in das Becken hinein bis nach der Prostata hin. Die mikroskopische Untersuchung beweist ihre Zusammensetzung aus quergestreiften Elementen. Die Fasern nehmen ihren Ausgang von einem schmalen bindegewebigen Septum, das sich auf der dorsalen Seite der Harnröhre in der Mittellinie entlang erstreckt. Die von der einen Seite desselben entspringenden Muskelbündel inseriren nach Umgreifung der Urethra auf der anderen Seite der bindegewebigen Raphe. In der Nähe der Prostata weichen die Muskelzüge zum Theil von ihrer ringförmigen Gestaltung ab und nehmen schräge und auch longitudinale Verlaufsrichtung an. Auf

[1] l. c. 24. pag. 160. [2] l. c. 6. pag. 347.

der ventralen Seite des Bulbus corporis spongiosi sehen wir von der Aponeurose, die den Ring des M. sphincter urogenitalis externus schließt, zarte flache Muskelzüge entspringen, die von hier aus entlang der Harnröhre sich erstrecken und so in deren caudaler Hälfte die cirkulären Fasern auf der Ventralseite überkleiden. Sie senken sich am Ende zwischen die ringförmigen Muskelbündel ein und sind etwa in der Mitte zwischen Prostata und Bulbus corporis spongiosi völlig aufgelöst. Diese gesammte Muskulatur des membranösen Theiles der Harnröhre stellen wir unter dem Namen einer tiefen Schicht des M. sphincter urogenitalis externus der Ringmuskulatur der Pars cavernosa als der oberflächlichen Lage gegenüber.

Paulet[1] beschreibt diesen tiefen Ringmuskel der Harnröhre als Sphincter uréthral in gleicher Weise. Besonders hervorzuheben ist seine Schlussbemerkung, die auch nach dem Ergebnis meiner Untersuchungen vollkommen richtig ist: En aucun point le sphincter uréthral des Carnassiers ne contracte d'insertions aux os du bassin. Auch Ellenberger und Baum[2] beobachteten dieselben Gestaltungsverhältnisse wie wir. Sie führen den Muskel unter folgenden drei recht verschiedenartigen Namen auf: Constrictor s. compressor urethrae transversus, M. urethralis, M. Wilsonii, von denen nur der mittlere dem thatsächlichen Befund entsprechen dürfte.

Cuvier[3] behauptet, dass der Ringmuskel der Harnröhre bei Hunden besonders zart ist.

Alle bis hierher aufgeführten muskulösen Bildungen am Damme der männlichen Hunde weisen vielfache Verbindungen unter einander auf. Mit Ausnahme der Mm. sphincter ani und sphincter urogenitalis subcutaneus, bei denen eine sichere Feststellung der Nerven nicht gelang, werden sie sämmtlich von außen her aus dem N. pudendus versorgt.

In ganz ähnlicher Gestaltung wie bei den weiblichen finden wir auch bei den männlichen Hunden den paarigen Dreimuskelkomplex, der zu beiden Seiten von Enddarm und Urogenitalkanal aus dem Becken heraus zum Schwanz sich begiebt. Er besteht auch hier aus den Mm. ischio-pubo-caudalis, ilio-caudalis und sacro-caudalis. Auf eine nähere Beschreibung desselben können wir unter Hinweis auf seine Schilderung bei den weiblichen Hunden verzichten. Nur zwei Punkte scheinen mir hier noch beachtenswerth. Wir sehen, dass sich konstant von dem freien ventralen Rand des

[1] l. c. 24. pag. 159, 160. [2] l. c. 6. pag. 349. [3] l. c. 4, VIII. pag. 211.

M. ischio-pubo-caudalis vereinzelte Muskelbündel loslösen. Ein Theil derselben senkt sich in die glatte Muskulatur des Enddarmes ein und verschmilzt mit dieser, ein anderer schließt sich den geraden Verbindungszügen an und gelangt so zur Insertion am Bulbus corporis spongiosi. Ferner bemerken wir, dass an der gemeinsamen Endsehne der Mm. ischio-pubo-caudalis und ilio-caudalis die Fasern des letztgenannten Muskels weiter caudal ansetzen als die des ersteren. Dadurch scheinen die beiden Muskeln am Ansatz sich zu kreuzen und es entsteht zwischen ihnen eine taschenförmige Bildung, die sich wohl vergleichen lässt mit der bekannten Tasche an der Insertion des M. pectoralis major des Menschen.

Paulet[1] beschreibt unter dem Namen Ischio-anal ein Muskelband, das aus dem Beckeninneren herauszieht. Im Übrigen macht er darüber sehr flüchtige und unklare Angaben. Jedenfalls entspricht aber dieser Muskel unserem M. ischio-pubo-caudalis.

Auch der M. spinoso-caudalis der männlichen Hunde zeigt keine erwähnenswerthen Verschiedenheiten von dem der Weibchen. Seine Innervation erfolgt wie die des Dreimuskelkomplexes von innen her aus dem Plexus ischiadicus.

Endlich gehen wir noch ein auf die Besprechung der glatten Muskulatur am Beckenausgang männlicher Hunde. Auch hier löst sich ein kräftig entwickelter M. caudo-rectalis von der Dorsalseite des Enddarmes aus dessen glatter Längsmuskulatur los und zieht aus der Beckenhöhle heraus zum Schwanz hin. Er befestigt sich daselbst in der Mittellinie, etwa entsprechend dem Körper des sechsten bis siebenten Schwanzwirbels.

Große Ausdehnung zeigt ein zweiter glatter Muskel, der paarig angelegt ist. Von den Körpern der ersten Schwanzwirbel entspringen zu beiden Seiten der Mittellinie glatte Muskelfasern, die je ein flaches Muskelband zusammensetzen. Jedes derselben legt sich auf einer Seite dem Enddarm an und erfährt hier eine Trennung in zwei Theile. Die eine Hälfte löst sich in zahlreiche dünne Fibrillenzüge auf, die sich unter den M. sphincter ani externus einsenken und mit der glatten Muskulatur des Enddarmes verschmelzen. Der Rest der vom Schwanz kommenden Muskelzüge bildet einen kräftigen rundlichen Strang, der in ventraler Richtung weiterzieht. Auf diesem Wege durchsetzt er die geraden Verbindungszüge vom M. sphincter ani zum M. sphincter urogenitalis externus und kommt nun

[1] l. c. 24. pag. 159.

auf die Dorsalfläche des Penis zu liegen. Beim Durchtritt durch die geraden Verbindungszüge treffen die von beiden Seiten kommenden glatten Muskelstränge zusammen und verbinden sich mit einander. Als einheitlicher Muskel verlaufen sie nun über den oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus, an den einzelne Bündel abgegeben werden. Die gesammte Muskelmasse endigt an der Basis der Glans und in der Haut des Präputium. Alle diese verschiedenen glatten Muskelzüge, die von den ersten Caudalwirbeln entspringen, vereinigen wir unter dem Namen M. retractor recti et penis.

Paulet[1] behauptet, hier andere Verhältnisse beobachtet zu haben. Er beschreibt beim Hund nur einen unpaaren M. retractor penis, der auf dem Penisrücken in der Gegend der stärksten Auftreibung des Penisknochens entspringt. Von hier soll er, ohne sich zu theilen, nach dem Anus hin laufen und daselbst in den M. sphincter ani externus sich einsenken. Der Afterruthenmuskel von Ellenberger und Baum[2] hält die Mitte zwischen den Darstellungen von Paulet und mir. Einerseits ist er paarig und verbindet sich auf beiden Seiten mit dem M. sphincter ani externus, andererseits aber verschwindet er in diesem und besitzt keine Fortsetzung zum Schwanz.

Während also die genannten Autoren nur von einem M. retractor penis berichten, erwähnt Lartschneider[3] nur den M. retractor recti, den er als M. recto-coccygeus Treitz bezeichnet. Er giebt von demselben folgende, von der meinigen wenig abweichende, dieselbe ergänzende Darstellung: »Derselbe umgiebt den Mastdarm nach Art einer Klemme, indem ich seine Muskelbündel noch ventral vom Mastdarm bis zur glatten Muskelschicht verfolgen konnte, welche die Urethra umgiebt.«

Zwei jugendliche Exemplare von Canis vulpes ♂, die wir untersuchten, zeigten in ihrem Befunde große Ähnlichkeit mit den bei Canis familiaris ♂ geschilderten Verhältnissen. Der M. sphincter ani subcutaneus ist bei ihnen recht schwach. Gar nicht nachweisbar ist hier ein M. sphincter urogenitalis subcutaneus. Ein paariger M. ischio-cavernosus und ischio-urethralis findet sich bei ihnen eben so wie bei den männlichen Hunden. Dagegen fehlen ihnen die übrigen beim Hund beobachteten Muskelgebilde, die vom Os ischii medianwärts zum Urogenitalkanal ziehen. Im Übrigen verweisen wir auf unsere Beschreibung des Hundes.

---

[1] l. c. 24. pag. 155, 156. [2] l. c. 6. pag. 348. [3] l. c. 19. pag. 111.

Endlich finden wir noch bei Paulet[1] Mittheilungen über die Dammmuskulatur bei Canis lupus ♂. Der Befund bei diesem gleicht in den meisten Punkten dem von Canis familiaris. Zu erwähnen ist nur, dass der tiefe Sphincter urogenitalis externus oder Sphincter uréthral Paulet zwei durch ihren Faserverlauf unterschiedene Lagen zeigt. Die Muskelbündel besitzen oberflächlich eine longitudinale, der Längsachse der Harnröhre parallele, darunter eine cirkuläre Anordnung. Der Muskel erscheint dick und kräftig entwickelt.

Vergleichung.

Um eine übersichtliche Grundlage für unsere morphologischen Betrachtungen zu gewinnen, fassen wir die Ergebnisse unserer Untersuchungen an den Carnivoren in einer vergleichenden Darstellung zusammen. Dazu ziehen wir auch unsere Befunde bei den Marsupialiern heran, so weit sich bei diesen Anknüpfungspunkte finden.

Das Becken der Carnivoren zeigt im Wesentlichen bei allen Formen dieselbe Gestaltung. Im Vergleich mit dem der Beutelthiere zeichnet es sich durch eine stärkere Entfaltung des Arcus pubis aus. Diese Erscheinung wird dadurch bedingt, dass bei den Carnivoren nur ein Theil der ventral aufsteigenden Sitzbeinäste an der Bildung der Symphyse sich betheiligt, während dieselben bei den Beutelthieren ganz in der Symphyse aufgehen.

Die horizontalen Sitzbeinäste sind bei den Carnivoren wie bei vielen Marsupialiern stark lateralwärts gewandt. Der Beckenausgang besitzt demnach einen erheblichen transversalen Durchmesser.

Eine Kloake, in die Enddarm und Urogenitalkanal gemeinsam ausmünden, wie bei den weiblichen Beutelthieren, ist bei den Weibchen der Carnivoren nicht vorhanden. Enddarm und Scheide sind völlig von einander getrennt und besitzen gesonderte Außenöffnungen. Wechselnd sind jedoch die Lagebeziehungen beider Theile zu einander. Bei Felis catus domestica ♀ sind Enddarm und Urogenitalkanal eng mit einander verbunden bis ans Ende, und zwischen Anus und Vulva findet sich keine trennende Perinäalregion. Dasselbe beobachten wir bei Felis pardus und leo, wie auch bei Galictis barbara ♀.

Einen anderen Befund zeigen Canis familiaris und Nyctereutes spec. ♀. Bei diesen trennen sich die Ausführwege des Darm- und

[1] l. c. 24. pag. 156—165.

Urogenitalsystems gleich nach ihrem Austritt aus dem Becken. Das Rectum wendet sich dorsal-, der Urogenitalkanal ventralwärts.

Bei den weiblichen Beutelthieren, die ich untersuchte, sind die Schwellkörper derartig gering ausgebildet, dass es ohne Injektionsverfahren nicht gelang, dieselben makroskopisch deutlich zur Anschauung zu bringen. Der Bestand einer Clitoris beweist allein das Vorhandensein von Schwellkörpern. Ganz ähnlich verhält es sich bei der Katze und den übrigen Feliden. Im Gegensatz dazu besitzen Canis familiaris und Nyctereutes spec. ♀ sehr stark entfaltete Schwellkörper. Die Crura des Corpus cavernosum clitoridis sind am caudalen Sitzbeinrand, an der Übergangsstelle zum Arcus pubis befestigt.

Relativ kräftige Schwellkörper sehen wir bei den männlichen Marsupialiern. Ein Corpus cavernosum urethrae beginnt mit zwei frei im Fettgewebe liegenden Crura. Die Bulbi und Crura des Corpus cavernosum penis stehen durch die Endsehne eines Muskels, der sie umhüllt, in näherer oder entfernterer Verbindung mit dem Sitzbeinrand. Bei den männlichen Carnivoren liegen Enddarm und Urogenitalkanal nur innerhalb der Beckenhöhle nahe neben einander. Beim Austritt aus derselben weichen sie aus einander. Das Rectum wendet sich zum Schwanz, der Urogenitalkanal nach der Symphyse hin. Überall finden wir einen aus Schwellkörpern aufgebauten Penis. Das Corpus spongiosum beginnt mit einem unpaaren Bulbus, der nur noch Spuren einer paarigen Anlage aufweist. Das Corpus cavernosum penis geht hervor aus der Vereinigung zweier Crura, die auf jeder Seite durch einen kräftigen Muskel am Übergang vom horizontalen zum ventral aufsteigenden Sitzbeinast befestigt sind.

Der Enddarm hängt auch bei den Carnivoren weit aus dem Beckenausgang heraus, wenn auch im Ganzen nicht in so hohem Grade wie bei den Beutelthieren. Genauere Messungen zur Begründung dieser Anschauung habe ich als unwesentlich für unsere Fragen unterlassen.

Bei der Vergleichung der Muskulatur der Dammgegend gehen wir am besten in der Weise vor, dass wir dieselbe in verschiedene Gruppen eintheilen. Als Unterscheidungsprincip wählen wir die Innervation und kommen dadurch zu vier verschiedenen Abtheilungen. Zuerst besprechen wir gesondert die subcutane Muskulatur des Afters. Deren Innervation haben wir nirgends mit absoluter Sicherheit festgestellt. Wenn es nun auch stellenweise den Anschein hatte, als ob diese Hautmuskeln vom N. pudendus versorgt

würden, trennen wir sie doch von dieser Gruppe ab, um deren Umfang etwas zu verringern und so die Übersichtlichkeit zu erhöhen. An zweiter Stelle hätten wir dann also die vom N. pudendus versorgten Muskelgebilde zu berücksichtigen. In der dritten Gruppe vereinigen wir die von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirten Muskeln, so weit dieselben für unsere Untersuchungen in Betracht kommen. Viertens endlich beschäftigen wir uns mit der glatten Muskulatur, die zum Enddarm und Urogenitalkanal Beziehungen besitzt.

I. Gruppe.

Subcutane Muskulatur der Dammgegend.

Vor allen Dingen heben wir hier nochmals hervor, dass die subcutane Muskulatur der Dammgegend bei allen von uns untersuchten Carnivoren durch Austausch von Muskelfasern in engster Verbindung steht mit der tiefer gelegenen quergestreiften Muskulatur von Enddarm und Urogenitaltractus.

Bei den Beutelthieren fand sich, so weit unsere Untersuchungen reichten, keine Hautmuskelschicht an der caudalen Körperfläche. Der M. sphincter cloacae subcutaneus der Katze stellt sich dar als eine dünne, flache Muskelschicht, die in ringförmigen Zügen theilweise Anus und Vulva gesondert, theilweise beide zusammen umschließt. Sie geht aus vom Schwanzrücken und bildet auch einen Ring um die Schwanzwurzel.

Nach Umgreifung der Vulva strahlen die Fasern ventralwärts nach dem Integument der caudalen Körperfläche bis nach der Haut der Oberschenkel hin aus. Einen M. sphincter cloacae subcutaneus zeigen alle von uns untersuchten weiblichen Feliden in verschiedenen Graden der Ausbildung. Am geringsten entwickelt erscheint derselbe bei einem Exemplar von Felis pardus. Es fehlt hier einerseits die den Schwanz umgreifende Portion. Vielmehr entspringen die sehr zarten Muskelbündel auf der ventralen Seite des Schwanzes von einer ganz schmalen Hautbrücke zwischen Schwanzwurzel und Anus. Andererseits finden wir den Muskel hier auch an seiner Insertion beschränkt. Es kommt nicht zu einer Umschließung der Vulva, sondern die Fasern strahlen auf beiden Seiten derselben in die Haut aus. Kräftiger ist der oberflächliche Ringmuskel bei einem zweiten Exemplar von Felis pardus ♀. Sein Ursprung reicht nicht bis zum Rücken des Schwanzes, sondern befindet sich an dessen beiden lateralen Flächen. Anus und Vulva werden von theils

gesonderten, theils gemeinsamen Zügen umschlossen. Die zur Haut ausstrahlenden Faserbündel reichen hier aber bis zur Unterbauchgegend des Thieres und überschreiten den cranialen Rand der Symphyse noch um 1—2 cm.

Die weiteste Verbreitung besitzt der M. sphincter cloacae subcutaneus bei Felis leo ♀. Die auf dem Schwanzrücken entspringenden Muskelbündel zeigen eine paarige Anordnung, da hier nicht von beiden Seiten her über die Mittellinie eine Faserdurchkreuzung statt hat. Vielmehr findet sich hier ein schmaler, muskelfreier Raum. Theils gesonderte, theils gemeinsame Muskelringe bestehen in der Cirkumferenz von Schwanzwurzel, Anus und Vulva. Außerdem aber beobachten wir auch noch lateralwärts von After- und Geschlechtsöffnung je eine ringförmige Muskelbildung, deren Centrum der stärksten Hervorragung der Analdrüsen entspricht. Ventral von der Vulva setzt sich der Rest des Ringmuskels in zwei flache schmale Stränge fort, die von der caudalen auf die ventrale Seite des Thierkörpers übertreten. Hier laufen sie nun in cranialer Richtung weiter und divergiren dabei von einander lateralwärts. In der Höhe des Nabels befestigt sich der eine Strang an der Haut, der andere verschmilzt mit einem den Thorax des Thieres bedeckenden mächtigen Hautmuskel. Eine Innervation des M. sphincter cloacae subcutaneus aus dem N. pudendus glaubte ich hier konstatiren zu können.

Bei einem Vertreter der Musteliden, Galictis barbara ♀, beobachteten wir wohl das Vorhandensein eines M. sphincter cloacae subcutaneus, konnten aber dessen Verhalten wegen des mangelhaften Erhaltungszustandes des Präparates nicht genauer verfolgen.

Bei Canis familiaris ♀ weichen Enddarm und Urogenitalkanal nach ihrem Austritt aus dem Becken nach verschiedenen Richtungen aus einander. Anus und Vulva sind getrennt durch eine breite Dammregion. Hier besteht der Hautmuskel der Dammgegend aus zwei Theilen. Ein M. sphincter ani subcutaneus entspringt von der Haut der Schwanzwurzel auf deren ventraler Seite und bildet einen Ring um die Afteröffnung. Ventral von dieser durchkreuzen sich die Fasern und ziehen dann noch eine kurze Strecke nach der Vulva hin. Sie endigen an der Haut des Dammes. Der M. sphincter urogenitalis subcutaneus ist viel schwächer als der vorgenannte, von welchem er durch eine schmale muskelfreie Hautbrücke getrennt erscheint. Er nimmt seinen Ausgang von dem Integument der Dammregion, ca. 2 cm von der Vulva entfernt. Nach deren Umschließung

zieht er ebenfalls noch ca. 2 cm in cranialer Richtung weiter und inserirt an der Haut der Unterbauchgegend.

Nyctereutes spec. ♀ bietet ein durchaus analoges Verhalten dar.

Auch bei den männlichen Thieren sind Enddarm und Urogenitalkanal an ihren Mündungen weit getrennt durch eine breite Dammregion. Felis catus domestica ♂ besitzt in der Cirkumferenz des Anus einen flachen breiten Muskelring. Derselbe entspringt auf den beiden lateralen Flächen der Schwanzwurzel und strahlt in ventraler Richtung bis in die Haut des Scrotum und Präputium aus. Wir finden demnach hier allein einen M. sphincter ani subcutaneus. Sehr viel komplicirter ist der Befund bei Felis pardus ♂; dessen M. sphincter ani subcutaneus ist viel kräftiger als der des Katers. Er bildet eine dichte muskulöse Schicht unter der Haut des Scrotum und setzt sich noch weiter in ventraler Richtung von hier aus fort. Er endet zu beiden Seiten des Penis in der Haut. Der subcutanen Muskulatur beizurechnen ist noch der paarige M. praeputio-abdominalis, den wir allein bei Felis pardus ♂ beobachteten. Derselbe wird dargestellt durch einen ganz schmalen paarigen Muskelstrang, der von der Haut des Präputium ganz nahe an dessen freiem Rand auf beiden Seiten der Mittellinie seinen Ausgang nimmt. Von diesem Ursprung aus divergiren die beiden Stränge lateralwärts und verfolgen zugleich eine craniale Richtung. Unter fächerförmiger Ausbreitung inseriren sie in der Höhe des Nabels an der oberflächlichen Bauchfascie.

Bei Canis familiaris und Canis vulpes ♂ finden wir einen M. sphincter ani subcutaneus in ganz ähnlicher Gestaltung wie bei Felis catus domestica ♂. Außerdem aber zeichnet sich Canis familiaris ♂ noch aus durch den Besitz eines M. sphincter urogenitalis subcutaneus. Ein solcher wird repräsentirt durch kräftige Muskelzüge, die im Präputium nahe an dessen freiem Rande liegen und so die Glans penis dorsal und lateral umgeben. Ventral wird der Ring geschlossen durch sehniges subcutanes Gewebe. Dieser Muskel erscheint von anderen quergestreiften Muskelgebilden gänzlich getrennt.

II. Gruppe.

Vom N. pudendus innervirte Dammmuskulatur.

Bei der Vergleichung der vom N. pudendus versorgten Muskulatur nehmen wir unseren Ausgang von denjenigen Gebilden, die in cirkulärer Anordnung Enddarm und Urogenitalkanal umschließen.

Bei Felis catus domestica ♀ liegen diese beiden Theile eng neben einander. Beide sind an ihrem Ende eingehüllt durch eine gemeinsame ringförmige Muskelmasse, ganz ähnlich wie bei den weiblichen Beutelthieren. Nur einzelne Fasern umgreifen Rectum und Vulva allein. Der M. sphincter cloacae externus zeigt keine deutliche Ursprungsstelle. Er scheint allseitig geschlossen bis auf die Ventralfläche der Vulva. Hier geht er auf beiden Seiten in eine Aponeurose über, die den Ring vervollständigt. Den Beutelthieren fehlt diese ventrale Endaponeurose und im ganzen Umkreis der Kloake finden sich nur muskulöse Elemente. Hervorzuheben ist, dass wir nirgends bei den Carnivoren den Sphincter externus aus zwei Schichten bestehen sahen, die den bei den Marsupialiern beschriebenen entsprächen

In der Cirkumferenz des Urogenitalkanales sehen wir den M. sphincter cloacae externus in cranialer Richtung fortgesetzt als M. sphincter urogenitalis externus. Der letztere stellt sich dar als eine gesonderte cirkuläre Muskulatur um Vagina und Harnröhre gemeinsam, noch weiter in das Becken hinein um die Harnröhre allein. Dieser Muskel fehlt den Beutelthieren.

Die Carnivoren besitzen wie die Beutelthiere ein Paar sehr voluminöser Analdrüsen, deren je eine auf jeder Seite des Enddarmes liegt. Dieselben bedingen hier eine so starke Hervorwölbung des Sphinctermuskels, dass wir den Theil desselben, der diese Gebilde bedeckt, als M. compressor glandulae analis gesondert beschrieben. Diesem rechnen wir zu ein schmales Muskelbündel, das von der lateralen Fläche des M. sphincter cloacae externus sich loslöst, von hier in ventraler Richtung weiterzieht, wobei es die Endsehne des M. ischio-cavernosus kreuzt, an diese einige Fasern abgiebt und endlich im Arcus pubis ganz nahe der Symphyse inserirt. Bei den übrigen von uns untersuchten weiblichen Feliden endet dieser freie Muskelstrang des M. compressor glandulae analis an der Endsehne des M. ischio-cavernosus, erscheint aber von hier aus fortgesetzt durch eine zarte Sehne, die sich neben der Symphyse im Schoßbogen befestigt. Im Übrigen zeigt die Ringmuskulatur von Enddarm und Urogenitalkanal bei allen unseren Feliden dieselbe Gestaltung. Ein Gleiches gilt von Galictis barbara ♀, so weit sich hier die Verhältnisse übersehen ließen.

Canis familiaris ♀ hat in allen Fällen einen gesonderten M. sphincter ani externus, dessgleichen Nyctereutes spec. ♀. Dieser Muskel entspringt auf beiden Seiten eines schmalen Sehnenstreifens, der auf der dorsalen Fläche des Rectum in der Mittellinie liegt.

Nach Umgreifung des Enddarmes durchkreuzen sich die Fasern zum Theil. Die übrigen Bündel des M. sphincter ani externus begeben sich weiter in ventraler Richtung zum Urogenitalkanal. In manchen Fällen, so im Besonderen bei Nyctereutes spec., divergiren diese geraden Verbindungszüge nahe der Vulva nach beiden Seiten hin und inseriren an einer Aponeurose, die die ventrale Fläche des Urogenitalsinus überzieht. Sie stellen damit einen unvollständigen M. sphincter urogenitalis dar, der somit in engster Verbindung zum Schließmuskel des Afters steht.

Außerdem umgeben kräftige muskulöse Züge in Form eines Ringes die Pars membranacea urethrae. Sie erstrecken sich längs derselben in das Becken hinein bis in die Höhe der Symphysenmitte. Wir beschrieben sie als tiefe Schicht des M. sphincter urogenitalis externus im Gegensatz zu der eben geschilderten, die wir als oberflächliche Lage bezeichneten. Eine Verbindung zwischen beiden Schichten besteht nur in der die Pars cavernosa urethrae bedeckenden Aponeurose, die beiden theils als Ursprung, theils als Ansatz dient.

Bei anderen Präparaten erscheint der oberflächliche M. sphincter urogenitalis externus als eine selbständigere Bildung. Nahe der Vulva liegt auf der dorsalen Fläche der Scheide ein Sehnenstreif in der Mittellinie. Von diesem entspringen nach beiden Seiten hin Muskelfasern, die das Ende des Urogenitalkanales umgreifen und auf dessen Dorsalfläche an der bereits erwähnten Aponeurose sich befestigen, wodurch der Ring geschlossen wird.

Bei einem derartigen Befund sehen wir die geraden Verbindungszüge zwischen die Fasern des Ringmuskels sich einsenken.

Die muskulöse Bedeckung der Analdrüsen hebt sich bei den weiblichen Hunden nur wenig vom M. sphincter ani externus ab. Einen gesonderten Muskelstrang, der von hier aus zum Arcus pubis zieht, konnten wir nicht feststellen. Aus diesen Gründen haben wir bei den weiblichen Hunden keinen M. compressor glandulae analis unterschieden.

Bei allen männlichen Carnivoren sind Urogenitalkanal und Enddarm weit von einander getrennt. Beide Theile besitzen ihre gesonderte Muskulatur. Ein M. sphincter cloacae wie bei den Beutelthieren ist nicht vorhanden.

Der M. sphincter ani externus von Felis catus domestica ♂ zeigt auf der Dorsalseite des Rectum keine deutlich darstellbare Ursprungsstelle. Auf der Ventralseite vereinigen sich seine Bündel zum Theil in einer medianen Raphe, zum Theil erstrecken sie sich bis zur

Wurzel des Penis und treten dort in Beziehungen zu dessen Muskulatur. Auf beiden Seiten des Enddarmes bedingen die Analdrüsen eine starke Hervorwölbung des M. sphincter ani externus, wodurch ein M. compressor glandulae analis dargestellt wird. Von diesem geht der Haupttheil der zum Penis hinziehenden geraden Verbindungszüge aus. Ein selbständiger paariger Muskelstrang, der vom M. compressor glandulae analis zum Arcus pubis sich erstreckt, ist bei den männlichen Katzen nicht nachweisbar. Dagegen beobachteten wir eine kleine schmale Sehne, die auf jeder Seite von der Endsehne des M. ischio-cavernosus aus, sagittal das Becken durchziehend, zur Seite der Symphyse sich befestigt. Der M. sphincter urogenitalis externus des Katers besteht aus einer oberflächlichen und tiefen Schicht. Erstere gehört der Pars cavernosa, letztere der Pars membranacea urethrae an. Der oberflächliche M. sphincter urogenitalis externus umgiebt das craniale Drittel des Penis als ein muskulös-sehniger Ring. Der sehnige Theil desselben entspricht im Wesentlichen der ventralen, der muskulöse der dorsalen und den lateralen Flächen der Peniswurzel. Die auf beiden Seiten von der Penisaponeurose entspringenden Fasern zeigen theils longitudinale, theils schräge, theils quere Verlaufsrichtung. Sie inseriren sämmtlich an einem schmalen Sehnenstreifen, der, in der Mittellinie auf der dorsalen Seite des Penis gelagert, nur dem cranialen Drittel der ganzen Längsausdehnung des Muskels entspricht.

Zwischen die querverlaufenden Fasern des oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus senken sich Bündel aus den geraden Verbindungszügen ein, von denen auch einzelne Theile an den medianen Sehnenstreifen herantreten. Der Rest derselben befestigt sich an der Aponeurose der Crura penis oder verschmilzt mit der Muskelbekleidung der Cowper'schen Drüsen.

Der tiefe M. sphincter urogenitalis externus beginnt cranial vom Bulbus corporis spongiosi und umgiebt in cirkulären Touren den membranösen Theil der Harnröhre. Gegen die Prostata hin nehmen die Fasern schräge und longitudinale Verlaufsrichtung an und strahlen hier aus.

Genau denselben Befund beobachteten wir bei Felis pardus ♂. Canis familiaris und Canis vulpes ♂ zeigen ebenfalls sehr ähnliche Zustände. Einige Besonderheiten sind jedoch hervorzuheben. Bei sämmtlichen Caniden besteht auch auf der Dorsalseite des Rectum eine bindegewebige Raphe, von der nach beiden Seiten hin die Fasern des M. sphincter ani externus ausgehen.

Bei einem Hunde fanden wir den oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus eben so gestaltet wie bei den Feliden, bei den übrigen Präparaten jedoch hatte die Mehrzahl von dessen Fasern eine transversale Verlaufsrichtung. Zugleich entsprach der mediane Sehnenstreif, an den sich die Muskelbündel von beiden Seiten her ansetzen, nahezu der vollen Länge des Muskels.

Wie der M. sphincter ani externus so nimmt auch der tiefe M. sphincter urogenitalis externus der Caniden seinen Ursprung von einer median gelegenen Raphe auf der dorsalen Seite der Pars membranacea urethrae.

Alle Carnivoren mit Ausnahme der Caniden besitzen wie die Marsupialier Cowper'sche Drüsen. Deren Beziehungen zu der Muskulatur gestalten sich eben so wie bei den Beutelthieren. Dieselben bewirken bei den weiblichen Thieren nur eine geringe Hervorwölbung des M. sphincter cloacae externus. Bei den Männchen sind die Drüsen stets von einer selbständigen Muskelkapsel umhüllt. Mit dieser steht, wie wir bereits erwähnten, ein Theil der geraden Verbindungszüge in Zusammenhang.

Die Schwellkörper der weiblichen Feliden sind wie die der weiblichen Marsupialier nur ganz schwach entwickelt und vollständig unter dem M. sphincter cloacae externus verborgen. Crura corporis cavernosi clitoridis, die sich am Sitzbeinrand befestigen, sind bei ihnen nicht vorhanden. Dem entsprechend stellt der M. ischio-cavernosus dieser Thiere sich dar als ein schmaler Muskelbauch, der am Os ischii entspringt (am Übergang vom horizontalen zum ventral aufsteigenden Ast), von hier schräg median- und ventralwärts zieht und an einer Sehne sich befestigt, die auf der Ventralseite der Harnröhre liegt. Dieselbe Sehne dient auch dem entsprechenden Muskel der anderen Seite zur Insertion. Von den durch uns untersuchten Marsupialiern zeichneten sich nur Dasyurus maugei und Phascolomys Wombat ♀ durch den Besitz eines M. ischio-cavernosus aus. Dieser ist von dem der weiblichen Feliden dadurch unterschieden, dass er sich am Urogenitalkanal nicht mit einer Sehne befestigt, sondern in den ventralen Theil des M. sphincter cloacae sich einsenkt.

Bei Canis familiaris und Nyctereutes spec. ♀ sind die Schwellkörper sehr kräftig ausgebildet. Hier wie bei sämmtlichen männlichen Carnivoren finden sich stark hervortretende Crura des Corpus cavernosum clitoridis resp. penis, die mit einer bulbösen Auftreibung endigen und auf jeder Seite am Sitzbeinrand befestigt sind. Dieselben sind in allen Fällen mit einer kräftigen muskulös-sehnigen

Umhüllung, dem M. ischio-cavernosus, versehen. Auch bei den männlichen Beutelthieren fanden wir mächtige Crura corporis cavernosi penis. Diese erschienen durch eine mehr oder weniger lange Endsehne ihrer Muskelumhüllung am Sitzbein befestigt, also jedenfalls weniger stark fixirt wie bei den Carnivoren.

Endlich betrachten wir noch eine kleine Gruppe von Muskeln, die ebenfalls vom Sitzbein, wo sie in engstem Anschluss an den M. ischio-cavernosus entspringen, quer durch das Becken zum Urogenitalkanal ziehen. Einen paarigen M. ischio-urethralis fanden wir bei allen Carnivoren mit Ausnahme der weiblichen Feliden in übereinstimmender Gestaltung. Während der M. ischio-cavernosus schräg median- und ventralwärts zieht, hat der M. ischio-urethralis rein transversale Verlaufsrichtung. Er entspringt etwas cranial und dorsal vom M. ischio-cavernosus an der inneren Beckenfläche des Os ischii. Die von beiden Seiten kommenden Muskeln befestigen sich an einer Sehne, die der ventralen Seite der Harnröhre auflagert, am Übergang von der Pars membranacea zur Pars cavernosa. Diese Sehne erschien bei allen unseren Präparaten eng verbunden mit der tiefen Schicht des M. sphincter urogenitalis externus. Die Dorsalvenen von Clitoris und Penis senken sich in die gemeinschaftliche Endsehne ein und treten durch dieselbe hindurch in die Beckenhöhle.

Der M. ischio-cavernosus der weiblichen Feliden ist von diesem M. ischio-urethralis nur durch seinen schräg nach der Bauchseite gerichteten Verlauf unterschieden.

Ein Präparat männlicher Hunde zeigte uns noch zwei andere transversale Muskeln der Dammgegend. Den einen stellten wir mit dem M. ischio-cavernosus, den anderen mit dem M. ischio-urethralis zusammen. Ersterer ist paarig. Er ist am Ursprung untrennbar vom M. ischio-cavernosus, besitzt aber eine divergente Faserrichtung, da er schräg median- und dorsalwärts verläuft. Er endet auf der dorsalen Fläche des Penis an dessen aponeurotischer Bedeckung, auf dem Bulbus corporis spongiosi. Die Insertionen der entsprechenden Muskeln beider Seiten sind von einander getrennt durch die Muskelmasse des oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus.

Der andere kleine Muskel ist nur auf einer Seite unseres Präparates vorhanden. Er inserirt gemeinsam mit dem M. ischio-urethralis. Sein Ursprung befindet sich ebenfalls an der inneren Beckenfläche des Sitzbeins, und zwar am horizontalen Ast, circa $1\frac{1}{2}$ cm dorsalwärts von dem des M. ischio-urethralis.

III. Gruppe.

Von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirte Muskeln.

An der Dammgegend der Beutelthiere beschrieben wir zwei von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirte Muskelpaare. Beide repräsentiren Schwanzmuskeln. Der Dreimuskelkomplex setzt sich zusammen aus den Mm. ischio-pubo-caudalis, ilio-caudalis und sacro-caudalis. Der Grad der Ausbildung dieser Muskeln, sowie die Ausdehnung ihres Ursprunges und Ansatzes steht im Verhältnis zu der Größe des Schwanzes. Der Dreimuskelkomplex entspringt innerhalb der Beckenhöhle. Ist der Schwanz des Thieres kräftig entwickelt, so zeigt die Ursprungslinie dieser Muskelmasse folgenden Umfang: Sie beginnt am caudalen Ende der Symphyse und läuft an dieser cranialwärts über den ventral aufsteigenden Sitzbeinast und absteigenden Schambeinast. Von da wendet sie sich auf den horizontalen Schambeinast, läuft entlang der Linea arcuata interna des Os ilium und tritt endlich über auf den Seitentheil des Os sacrum. Durch einzelne Ursprungsportionen von den Seitenfortsätzen der ersten Schwanzwirbel erscheint sie wieder in caudaler Richtung fortgesetzt. Diese Ursprungslinie zeigt an zwei Punkten Unterbrechungen, so dass wir einen ventralen, lateralen und dorsalen Muskel unterscheiden können. Alle drei laufen mit einander durch die Beckenhöhle und befestigen sich gemeinsam am Schwanz. Mit Enddarm und Urogenitalkanal ist der paarige Muskelkomplex auf beiden Seiten durch lockeres Bindegewebe verbunden. Nur bei Phalangista canina ♀ beobachteten wir, dass Fasern aus den am meisten medial gelagerten Theilen des M. ischio-pubo-caudalis sich loslösten, um in den M. sphincter cloacae überzugehen.

Sämmtliche von uns untersuchten Carnivoren zeichnen sich aus durch den Besitz eines wohl entwickelten Schwanzes. Bei ihnen allen finden wir einen paarigen Dreimuskelkomplex, der seiner Form nach in allen wesentlichen Punkten mit dem allgemeinen Befund bei den Beutelthieren übereinstimmt. Dagegen sind seine medialen Partien durch straffes Bindegewebe enger mit den Eingeweiden des Beckenausganges verbunden, als dies bei den Marsupialiern der Fall war. Allein bei Canis familiaris ♂ lösen sich aus dem M. ischio-pubo-caudalis Muskelfasern ab, die sich mit der Muskulatur von Enddarm und Urogenitalkanal verbinden.

Der zweite aus dem Plexus ischiadicus innervirte Dammmuskel ist der M. spinoso-caudalis, der von der Spina ischiadica zu den Querfortsätzen der ersten Schwanzwirbel zieht. Auch dessen Größe steht bei den Marsupialiern in Abhängigkeit von der Länge des Schwanzes. Bei sämmtlichen Carnivoren findet er sich übereinstimmend in derselben Gestaltung wie bei den Beutelthieren mit wohl entwickeltem Schwanz.

IV. Gruppe.

Glatte Muskulatur der Dammgegend.

Am Beckenausgang der Marsupialier schenkten wir zwei glatten Muskelgebilden unsere Beachtung. Der unpaare M. caudo-rectalis löst sich ab von der glatten Längsmuskulatur des Enddarmes auf dessen dorsaler Seite und zieht aus dem Becken heraus zum Schwanz, wo er an der Mittellinie sich befestigt. Vollkommen dasselbe Verhalten finden wir bei allen Carnivoren.

Der paarige M. retractor cloacae der Marsupialier weist Verschiedenheiten beim weiblichen und männlichen Thiere auf. Beiden gemeinsam ist der Ursprung an der Beckenseite des Os sacrum zu beiden Seiten der Mittellinie. Die Fasern verlaufen von hier aus caudal- und ventralwärts. Bei den Weibchen endigen dieselben in der glatten Muskulatur der Kloake. Letztere fehlt den Männchen und ist ersetzt durch gesonderte Mündungen von Enddarm und Urogenitaltractus. Hier theilt sich der M. retractor cloacae auf jeder Seite des Enddarmes in zwei Bündel, von denen das eine mit der glatten Muskelbekleidung des Rectum verschmilzt, das andere am Penis entlang zieht und an der Basis der Glans inserirt. Bei den weiblichen Feliden liegen Rectum und Vulva nahe neben einander. Sie besitzen einen M. retractor cloacae, der aber auf jeder Seite zwei getrennte Bündel unterscheiden lässt, von denen eines am Enddarm, das andere an der Scheide sich befestigt. Bei Canis familiaris ♀ sind After- und Geschlechtsöffnung weit von einander getrennt. Hier fanden wir einen M. retractor recti et vaginae. Derselbe entspringt von der Ventralfläche eines der ersten Schwanzwirbel und theilt sich in zwei Stränge. Der eine derselben geht über in die glatte Muskulatur des Rectum, der andere verbindet sich mit dem muskulösen Apparat des Urogenitalkanales. Das Ende des männlichen Urogenitalkanales wird repräsentirt durch den Penis. Wir finden desshalb bei den männlichen Carnivoren einen M. retractor recti et penis.

Derselbe zeigt große Ähnlichkeit mit dem M. retractor cloacae der männlichen Beutelthiere. Ein kräftiger paariger Muskelstrang läuft am Penis hin und befestigt sich an der Basis der Glans.

Ergebnisse.

Mit der vorstehenden vergleichenden Betrachtung sind wir am Schluss unserer anatomischen Untersuchungen über die Perinäalmuskulatur der Carnivoren angelangt. Wir gehen nun dazu über, die gewonnenen Resultate von morphologischen Gesichtspunkten aus zu verarbeiten und dieselben mit den früher bei den Marsupialiern gefundenen in Einklang zu bringen.

Sämmtliche Carnivoren ohne Ausnahme sahen wir ausgezeichnet durch den Besitz einer subcutanen Muskulatur der Dammgegend, die wir bei den von uns untersuchten Marsupialiern vermissten. Auf der anderen Seite ist der M. sphincter cloacae (sc. externus) der Beutelthiere in zwei einander überlagernde Schichten gesondert, die aus einem ursprünglich einfachen Sphinctermuskel hergeleitet wurden, während der M. sphincter cloacae externus resp. die selbständigen Sphincteren für Mastdarm und Urogenitalkanal bei Carnivoren nur als eine einfache quergestreifte Muskellage sich darstellen.

Diese Umstände lassen uns zu verschiedenen Vermuthungen über die morphologische Bedeutung der subcutanen Aftermuskulatur gelangen. Von Anfang an ist es durchaus von der Hand zu weisen, dass der oberflächliche M. sphincter cloacae der Marsupialier und der subcutane Sphinctermuskel der Carnivoren homologe Bildungen sind. Dies beweist einerseits die verschiedene Lagerung dieser Theile zu den Analdrüsen. Der subcutane Sphincter der Carnivoren kann nur indirekt auf diese Drüsen einwirken, da dieselben unter dem M. sphincter cloacae resp. ani externus geborgen sind. Dahingegen dient der oberflächliche M. sphincter cloacae (sc. externus) der Beutelthiere ganz allein zur Kompression der Analdrüsen. Gerade durch die voluminöse Entfaltung der letzteren schien uns nach früheren Untersuchungen die Spaltung des M. sphincter cloacae (sc. externus) in eine oberflächliche und tiefe Schicht bewirkt zu sein. Andererseits ist noch zu beachten, dass der subcutane Muskel der Carnivoren seine größte Breitenausdehnung in einer transversalen Ebene besitzt. Der oberflächliche M. sphincter cloacae (sc. externus) der Beutelthiere hingegen erstreckt sich in der Umgebung der Beckeneingeweide in der Richtung nach der Beckenhöhle hinein. Seine

größte Breite entspricht einer longitudinalen Achse des Thierkörpers.

Demnach bleiben uns noch zwei Modi der Erklärung dieser Muskulatur übrig. Wir können dieselbe auffassen als Rest oder Fortbildung eines primitiven Befundes, oder aber als eine neue, bei den Carnivoren zum ersten Mal in die Erscheinung tretende Bildung. Der Gedanke, diesen subcutanen Muskel als ein primitives Gebilde aufzufassen, wird uns nahe gelegt durch die Erinnerung an die ausgedehnte Hautmuskulatur der ursprünglichsten Vertreter der Säugethiere, der Monotremen. Dieselbe erfuhr in neuester Zeit eine eingehende Beurtheilung durch Ruge[1], und gerade diese Untersuchungen veranlassten uns dazu, den in Rede stehenden Beobachtungen besonders hohen Werth beizumessen. Ruge fand bei Echidna einen kräftig entwickelten, bei Ornithorhynchus einen erheblich schwächeren subcutanen M. sphincter cloacae, in Verbindung mit der Hautmuskulatur des Abdomens. Es liegt nahe, unsere Befunde bei Carnivoren anzuschließen an Ruge's interessante Beobachtungen, um so mehr, als es uns in einem Fall — bei Felis leo ♀ — gelang, eine Verbindung mit der ventralen Hautmuskulatur festzustellen. Außerdem wissen wir aus den Untersuchungen von Klaatsch[2], dass bei Carnivoren noch Reste eines Marsupialbezirkes nachgewiesen werden können. Klaatsch's Angaben stützen sich hauptsächlich auf Beobachtungen an weiblichen jungen Hunden, ferner Galictis barbara und vittata. Bei den Hunden wurde diese Annahme außer dem äußeren Befund noch unterstützt durch den Nachweis eines reducirten M. sphincter marsupii am Bauchhautmuskel, während es Klaatsch nicht gelang, bei Felis und Meles ähnliche Rudimente der Beutelmuskulatur zu konstatiren.

Aus Ruge's Untersuchungen ging hervor, dass der M. sphincter cloacae subcutaneus in genetischen Beziehungen zum M. sphincter marsupii steht. Da nun Reste des letzteren bei Carnivoren festgestellt sind, erscheint es auch berechtigt, nach dem Verbleib des ersteren zu forschen und ganz ähnliche Bildungen hiermit in Beziehung zu setzen.

Wollen wir annehmen, dass der subcutane Sphincter der Carnivoren homolog ist der ähnlichen Bildung bei den Monotremen, so muss uns auffallen, dass wir bei den Beutelthieren, die doch sonst vielfach ursprüngliche Zustände bewahrt haben, keinen solchen Muskel

[1] l. c. 28. [2] l. c. 14. pag. 281.

auffanden. Ein Beobachtungsfehler, bewirkt durch geringe Entwicklung dieser Muskulatur oder nicht genügenden Konservirungszustand des Materials, ist nicht ausgeschlossen. Neue sorgfältig ausgeführte Untersuchungen, die sich speciell auf diese Frage richten, müssen darüber Aufschluss geben. Sollten auch diese erfolglos bleiben, so würde die Beurtheilung des subcutanen Sphincter der Carnivoren als eines atavistischen Befundes eine starke Erschütterung erleiden. Da gerade die Ausbildung des Marsupium nach den Beobachtungen an Monotremen in inniger Wechselbeziehung zum M. sphincter cloacae subcutaneus zu stehen scheint, bliebe es unerklärt, wesshalb dieser Muskel den Marsupialiern, deren Hauptcharakteristikum der wohl entwickelte Beutel bildet, fehlen sollte.

Wenn es uns gelingen sollte, mit absoluter Sicherheit festzustellen, dass bei allen Marsupialiern, sowohl bei den Embryonen wie bei den erwachsenen Thieren, der subcutane Sphincter nicht vorhanden ist, können wir zur Deutung des Carnivorenbefundes noch einen anderen Weg einschlagen. Es wäre möglich, dass von dem M. sphincter cloacae externus aus Fasern zur Haut in Beziehung getreten wären und im Anschluss an diese immer weitere Ausdehnung gewonnen hätten. Die Ähnlichkeit der Befunde bei Monotremen und Carnivoren wäre dann als Konvergenzerscheinung aufzufassen.

Welche der beiden angeführten Hypothesen die richtige ist, muss vorläufig zweifelhaft bleiben. Ein sicherer Entscheid wird erst möglich sein, wenn noch zwei wichtige Fragen beantwortet sind. Einmal ist festzustellen, ob wirklich allen Beutelthieren ein subcutaner Sphincter cloacae fehlt, oder ob noch Reste desselben vorhanden sind. Andererseits steht noch der sichere Nachweis der Innervation dieses Muskels sowohl bei Monotremen wie bei Carnivoren aus und muss auch desshalb die Frage offen bleiben, ob es sich um homologe oder homodyname Bildungen handelt.

Hieraus ergiebt sich selbstverständlich auch die Unmöglichkeit zu entscheiden, welchen der Befunde bei den Carnivoren wir als den primitiven anzusehen haben. Ist der subcutane Sphincter der Carnivoren ein Rest des Sphincter marsupii und des Sphincter cloacae der Monotremen, so beurtheilen wir denjenigen Zustand als den ursprünglichsten, in welchem der Muskel seine weiteste Ausbreitung zeigt. Je geringere Reste des Sphincter subcutaneus wir bei einer Form finden, um so weiter würde diese von dem primitiven Monotremenzustand sich entfernt haben.

Gerade umgekehrt dagegen müssen wir urtheilen, wenn wir die

zweite Hypothese als die richtige anerkennen. Eine geringe Entfaltung der an die Haut angeschlossenen Partien des M. sphincter subcutaneus würde dafür sprechen, dass diese Form von dem ursprünglichen Zustand, in dem keine Hautmuskulatur in der Dammgegend sich vorfand, noch nicht weit sich entfernt hat. Zeigt sich aber bei einem Thier eine weit ausgedehnte Hautmuskelschicht an der caudalen Körperfläche, so schließen wir daraus, dass es einer langen Reihe von Generationen bedurfte, um vom ersten Anschluss spärlicher Muskelfasern an das Integument zu solch starker Verbreitung zu gelangen.

Ich will nicht unterlassen zu betonen, dass für die Richtigkeit unserer ersten Hypothese ein Umstand sehr ins Gewicht fällt. Wir machen nämlich die Beobachtung, dass der M. sphincter subcutaneus unter allen Carnivoren bei denjenigen Formen am stärksten entwickelt erscheint, die im Übrigen die primitivsten Zustände der Dammgegend zeigen. Es sind dies die Feliden. Die weiblichen Vertreter derselben sind dadurch ausgezeichnet, dass Anus und Vulva bei ihnen noch ganz nahe neben einander liegen und von gemeinsamen Sphincteren umschlossen werden.

Wenn wir die allmählichen Umbildungen des Hautmuskels verfolgen wollen, so müssen wir jedenfalls von einem gemeinsamen M. sphincter cloacae subcutaneus unseren Ausgangspunkt nehmen. Es ist das ein weiteres Moment, das für die Beurtheilung des Sphincter subcutaneus als eines primitiven Befundes spricht. Wir sahen einen solchen bei den weiblichen Feliden, wenn auch nicht mehr in ganz ursprünglicher Gestalt. Eine Kloake ist bei den weiblichen Carnivoren nicht mehr vorhanden. Vielmehr haben sich die Mündungen von Enddarm und Urogenitalkanal von einander getrennt und jede für sich öffnet sich direkt nach außen. In dieser Trennung beider Organsysteme, auch an ihrer Mündung, liegt der wesentliche Unterschied in den Lagerungsverhältnissen dieser Eingeweide bei Marsupialiern und Carnivoren. Der Grad des Heraushängens aus dem Becken ist bei beiden verschieden, erscheint aber für die Muskulatur ohne erhebliche Bedeutung. Die weiblichen Feliden schließen sich in so fern direkt an die Beutelthiere an, als die Trennung zwischen Anus und Vulva keine erhebliche ist und zwischen beiden noch keine Dammregion sich ausgebildet hat. Vielmehr liegen Enddarm und Urogenitalkanal auf ihrem Verlauf durch die Beckenhöhle bis zu ihrer Mündung ganz nahe neben einander. Dass die weiblichen Feliden in Bezug auf ihre Dammmuskulatur

noch nicht weit vom Beutelthierzustand entfernt sind, spricht sich auch darin aus, dass der oberflächliche Sphincter noch mit dem größten Theil seiner Bündel Anus und Vulva gemeinsam umschließt. Eine Trennung des Sphincter cloacae in einen eigenen Sphincter je für Rectal- und Urogenitalöffnung allein hat bei den weiblichen Feliden eben begonnen, da wir auch Fasern fanden, die als Ring Enddarm oder Scheide einzeln umgeben.

In den Hauptpunkten verhält sich der M. sphincter cloacae subcutaneus bei allen weiblichen Feliden gleich. Unterschiede finden sich bei ihnen nur in Betreff der Ausdehnung des Muskels. In einzelnen Fällen fehlt die vom Schwanzrücken ausgehende und dessen Wurzel umgreifende Ursprungsportion, in anderen kommt der Muskel nicht zur völligen Umschließung der Vulva und strahlt auf beiden Seiten derselben in die Haut aus, ohne sich bis zur Abdominalregion des Thieres zu erstrecken. Ob nun eine derartig geringe Entfaltung des Muskels einen primitiven Zustand, d. h. den Beginn einer neuen Bildung oder Reduktion einer früher in größerer Ausdehnung bestandenen Muskulatur vorstellt, ist fürs Erste nicht zu entscheiden. Eine solche Beurtheilung ist abhängig zu machen von der noch ausstehenden Bestimmung über die morphologische Stellung der subcutanen Muskulatur überhaupt.

Von Galictis barbara ♀ scheint dasselbe zu gelten wie von den weiblichen Feliden, so weit wir darüber ein sicheres Urtheil gewinnen konnten.

Alle übrigen weiblichen wie männlichen Carnivoren, die wir untersuchten, zeichnen sich aus durch einen breiten Dammbezirk zwischen Anal- und Geschlechtsöffnung. Dem entsprechend finden wir bei ihnen niemals mehr einen gemeinsamen M. sphincter cloacae subcutaneus, der beider Mündungen zusammen umfasst.

Mit dem Auseinanderweichen von Anus und Vulva in dorsaler und ventraler Richtung hat sich bei den weiblichen Hunden auch der subcutane Sphincter getrennt in zwei vollkommen selbständige Muskelringe um Anal- und Geschlechtsöffnung. Zwischen beiden besteht keinerlei Verbindung mehr. Die Ausdehnung dieser getrennten Sphincteren besitzt bei Weitem nicht einen solchen Umfang wie bei den weiblichen Feliden. Eine die Schwanzwurzel umgreifende Partie ist nicht nachweisbar. Der M. sphincter urogenitalis subcutaneus setzt sich in der That ebenfalls nach der Unterbauchgegend des Thieres fort, reicht aber nicht weit nach dem Nabel hin, während bei Felis leo ♀ ein Strang bis zur Höhe desselben cranialwärts

sich erstreckte. Wie die weiblichen Hunde verhält sich auch Nyctereutes spec. ♀.

Bei allen männlichen Carnivoren sind ebenfalls Geschlechts- und Analöffnung nach verschiedenen Richtungen hin aus einander gewichen. Dem entsprechend finden wir bei allen einen gesonderten subcutanen Sphincter ani, dessen Verbreitungsbezirk wechselt. In den meisten Fällen strahlt er nur noch mit wenigen Fasern nach der Haut des Scrotum und des Präputium aus. Nur bei Felis pardus bildet er über den Hoden eine dichte Muskellage. Dadurch dass die männlichen Schwellkörper gegenüber den weiblichen eine erhebliche Längenzunahme zeigen, erscheint die Urogenitalmündung der Männchen um ein bedeutendes Stück in caudaler Richtung verlegt. Auf Grund dieses Vorganges ist auch der subcutane Muskelring des Urogenitalkanales weit von dem des Anus entfernt worden. Bei den Katzen ist der M. sphincter urogenitalis subcutaneus vollständig verschwunden, bei den Hunden blieb er erhalten als eine kräftige Muskelschicht, die in der Vorhaut nahe dem freien Rande lagert.

Ein besonderer Vorgang hat offenbar bei Felis pardus ♂ zu ganz eigenartigen Verhältnissen geführt. Zur Erklärung derselben gehen wir auch hier vom weiblichen Befund aus. Mit dem Auswachsen der Schwellkörper caudalwärts sind die Fasern des Ringmuskels auch in die Länge gezogen und in andere Verlaufsrichtung umgeordnet worden. Der ursprüngliche Sphincter urogenitalis ist dadurch zerfallen. Die dorsale Hälfte desselben ist in Verbindung geblieben mit dem Sphincter ani und wird repräsentirt durch die in der Haut des Scrotum gelegenen und bis zur integumentalen Bedeckung des Penis ausstrahlenden Faserzüge. Die ventrale Hälfte hat sich den in der Längsrichtung des Körpers nach dem Nabel hinziehenden beiden Muskelbändern angeschlossen. Durch besonderen Gebrauch haben sich diese in kräftiger Ausbildung erhalten und stellen nun die Mm. praeputio-abdominales vor.

Das Fehlen eines ausgebildeten M. sphincter urogenitalis subcutaneus bei männlichen Feliden verbindet sich mit einer eigenartigen Anordnung der äußeren Geschlechtsorgane bei diesen Thieren. Der Penis ist nämlich an der caudalen Fläche des Thierkörpers befestigt und ragt in erigirtem Zustand in caudaler Richtung hervor. Dagegen ist bei den mit einem vollständigen M. sphincter urogenitalis subcutaneus ausgestatteten männlichen Caniden der Penis durch eine Hautfalte in ausgedehnter Weise an der Bauchseite des Thieres

befestigt und tritt bei der Erektion mit der Richtung nach dem Kopf des Thieres aus der Vorhaut heraus. Dieser erhebliche Unterschied in den Lagerungsverhältnissen der äußeren Genitalien bei Caniden und Feliden vereinigt sich in Betreff der Muskulatur nur mit dieser einen Verschiedenheit, dem Fehlen oder Vorhandensein eines subcutanen Sphincter urogenitalis. Wir können desshalb wohl annehmen, dass die Reduktion dieses Muskels bei den Feliden begründet ist durch Unterschiede in der Funktion, die ihrerseits wieder auf der verschiedenen Anordnung der Geschlechtsorgane basiren. Unerklärt bleibt aber die Ausbildung der Mm. praeputio-abdominales bei Felis pardus ♂, der im Übrigen keine nennenswerthen Abweichungen von dem Befund bei Felis catus domestica aufweist. Wir haben keinerlei Umstände entdecken können, die für das Auftreten dieser Muskeln verantwortlich zu machen wären. Auffallend ist ferner, dass unsere Untersuchungen zu einem den Angaben Cuvier's ganz entgegengesetzten Resultate führten, obgleich wir in so manchen anderen Punkten Cuvier's Mittheilungen durchaus bestätigen konnten. Zur Entscheidung dieser Frage dürfte auch eine genauere Nachprüfung der Hautmuskulatur der Dammgegend bei möglichst verschiedenen Arten von Carnivoren wünschenswerth erscheinen. Die subcutane Muskulatur der Dammgegend mussten wir gesondert besprechen, weil wir für diese gar kein Analogon bei Beutelthieren kennen lernten.

Auf der anderen Seite zeigen zwei andere der von uns unterschiedenen Dammmuskelgruppen bei allen Carnivoren so übereinstimmendes Verhalten und zugleich so viel Ähnlichkeit mit entsprechenden Bildungen der Marsupialier, dass wir auch deren Genese und Weiterentwicklung in wenigen Worten zusammenfassend betrachten können.

Zunächst handelt es sich dabei um die von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirten Muskeln. Bei allen von uns beobachteten Carnivoren findet sich ein wohl entwickelter Schwanz. Der Dreimuskelkomplex erscheint hier eben so wie bei den mit einem starken Schwanz ausgestatteten Beutelthieren im Wesentlichen bestimmt zur Bewegung und zwar zur Senkung dieses Körpertheiles. Der Umstand, dass diese Muskeln außerdem auf die Ausführwege von Darmkanal und Urogenitaltractus einwirken, findet in den meisten Fällen keinen morphologischen Ausdruck, eben so wie bei der Mehrzahl der Beutelthiere. Bindegewebe verbindet die am meisten medial liegenden Theile der Muskelmasse mit den Eingeweiden des

Beckenausganges. Gegenüber den Befunden bei Beutelthieren hat der Dreimuskelkomplex der Carnivoren eine geringe Reduktion erfahren. Diese macht sich aber nicht durch eine Abnahme seines Volumen, sondern lediglich durch eine geringe Beschränkung seiner Ursprungslinie bemerkbar. Dieselbe betrifft den M. ischio-pubo-caudalis. Da bei den Beutelthieren der ganze ventral aufsteigende Sitzbeinast in der Bildung der Schambeinsitzbeinsymphyse aufgeht, entspringen die Fasern des M. ischio-pubo-caudalis auch in dessen ganzer Länge. Bei den Carnivoren gelangt nur das craniale Drittel jedes ventral aufsteigenden Sitzbeinastes zur medianen Vereinigung in einer schmaleren Schambeinsitzbeinsymphyse. Dem entsprechend dient nur dieser kleine Theil des ventral aufsteigenden Sitzbeinastes dem M. ischio-pubo-caudalis zur Ursprungsfläche, während der Rest dieser Knochenleiste freibleibt.

Wie bei Phalangista canina ♀ unter den Marsupialiern, so sehen wir auch bei den männlichen Hunden unter den Carnivoren einen morphologischen Hinweis darauf, dass der Dreimuskelkomplex seine Wirkung nicht allein auf den Schwanz beschränkt, sondern auch zu Enddarm und Urogenitalkanal in funktionelle Beziehungen tritt. Es kommt dies dadurch zum Ausdruck, dass Faserzüge aus den am meisten medial gelagerten Partien des M. ischio-pubo-caudalis sich ablösen und in den M. sphincter ani externus sowie in die geraden Verbindungszüge übergehen.

Der M. spinoso-caudalis der Carnivoren weicht in keiner Beziehung von dem gleichbenannten Muskel der geschwänzten Beutelthiere ab. Er stellt sich dar als ein reiner Schwanzmuskel, durch Faserverlauf und Funktion wohl getrennt vom Dreimuskelkomplex. Nur durch gleichartige Innervation sind beide verbunden. Der M. spinoso-caudalis bewegt den Schwanz lateralwärts und hat keinen Einfluss auf die Organe des Beckenausganges.

Wir erwähnten bereits bei den Beutelthieren, dass die Verfolgung der Genese der glatten Muskulatur nicht zu den Zielen der vorliegenden Arbeit gehört. Wir nehmen dieselbe desshalb auch hier bei den Carnivoren als etwas Gegebenes hin und beschränken uns darauf, die Befunde unter einander in Zusammenhang zu setzen. Dieser Versuch begegnet keinen erheblichen Schwierigkeiten. Der M. caudo-rectalis hat dasselbe Verhalten wie bei den Beutelthieren bewahrt. Der paarige M. retractor cloacae ist offenbar bei den Vorfahren der Carnivoren in ganz ähnlicher Gestalt wie bei den Marsupialiern vorhanden gewesen. Da die Kloake sich in gesonderte

Ausführungsgänge für Darmkanal und Urogenitaltractus differenzirte, hat auch der Muskel, der ursprünglich in die glatte Muskelwandung der Kloake sich auflöste, an seinem Ende eine Theilung erfahren. Die eine Hälfte desselben gehört dem Enddarm, die andere dem Urogenitalkanal zu. Verhältnismäßig übersichtlich stellen sich desshalb die Verhältnisse dieses gabelförmig gespaltenen Muskels bei den weiblichen Feliden dar. Da hier die beiden Öffnungen noch nahe neben einander liegen, ist der vorausgegangene Beutelthierzustand leicht ersichtlich. Schwieriger wird die Beurtheilung, wenn wie bei den weiblichen Hunden stärkere Schwellkörper auftreten und Enddarm und Urogenitalkanal dorsal und ventral aus einander weichen. Aber auch hier lässt sich die Spaltung des Muskels in die beiden Hälften deutlich nachweisen. Der dem Urogenitalkanal zugehörige Theil schließt sich den geraden Verbindungszügen an.

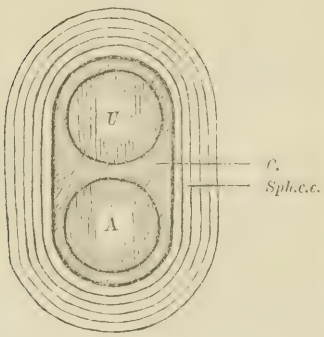
Die meinen Befunden widersprechenden Angaben über den M. retractor penis der männlichen Carnivoren sind wohl zum großen Theil auf den Umstand zurückzuführen, dass die Beobachter bei ihren Untersuchungen nicht von vergleichenden Gesichtspunkten geführt wurden. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass auch dieser Muskel von dem M. retractor cloacae der Beutelthiere abzuleiten ist. Letzterer hat sich auch hier mit Beginn der Trennung von Enddarm und Urogenitalkanal an seinem Ende gespalten. Die eine Hälfte blieb in Verbindung mit der glatten Muskelwandung des Rectum. Sie stellt den M. retractor recti dar. Die andere Hälfte inserirt am Urogenitalkanal. Da in dessen Wandung kräftige Schwellkörper sich entfalteten, die in caudaler Richtung bedeutend in die Länge wuchsen, wurde auch der glatte Muskelstrang mit in die Länge ausgezogen und erfuhr durch steigende funktionelle Aufgaben eine Zunahme seines Umfanges. So entstand der M. retractor penis, der am Ursprung von der Schwanzwirbelsäule mit dem M. retractor recti innig zusammenhängt.

Es bleibt uns nun noch die aus dem N. pudendus versorgte Muskulatur zu betrachten übrig. Diese bietet bei den verschiedenen Vertretern der Carnivoren erhebliche Unterschiede, eben so im Vergleich mit den Beutelthieren. Wir müssen desshalb hier in der Weise verfahren, dass wir die Entstehungsweise der ganzen Gruppe gemeinsam verfolgen. Unter den zahlreichen Erscheinungsformen dieser Muskulatur können wir bei den Carnivoren drei Grundtypen unterscheiden. Dieselben vertheilen sich in folgender Weise: 1) weibliche Feliden, 2) weibliche Caniden, 3) männliche Carnivoren. Die

Unterschiede, die die einzelnen uns bekannten Vertreter je eines Grundtypus aufweisen, gewinnen für uns vielfach besondere Bedeutung als Übergangsstadien oder auch als Beweismittel für unsere Anschauungen. Sie sind desshalb durchaus nicht so unwesentlich, wie sie wohl im ersten Augenblick erscheinen können, und wie sie auch vielfach schon angesehen wurden.

Wir haben aus den vorstehenden Erörterungen schon mehrfach erfahren, dass die weiblichen Feliden sehr primitive, den Beutelthieren außerordentlich nahe stehende Zustände zeigen. Trotzdem können wir die Gestaltung ihrer Dammmuskulatur nicht direkt von einem der uns bekannten Beutelthiere herleiten. Es ist uns diese Thatsache um so interessanter, als wir auch aus manchen anderen Rücksichten annehmen müssen, dass keines der jetzt lebenden Beutelthiere ein direkter Vorfahre von Carnivoren ist.

Fig. 5.



Schema.
A. Analöffnung. *U.* Urogenitalöffnung. *C.* Kloake. *Sph.c.c.* M. sphincter cloacae externus.

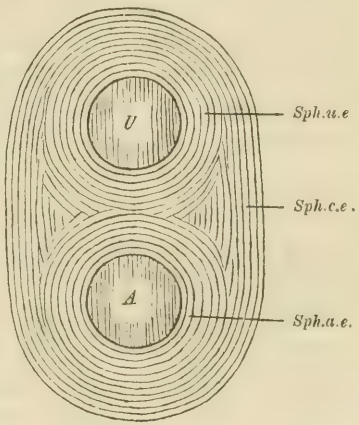
Wir müssen desshalb beide Zustände auf eine gemeinsame Grundform zurückführen. Bedeutungsvoll erscheint schon der Umstand, dass bei sämmtlichen Beutelthieren der M. sphincter cloacae in zwei Schichten gesondert ist. Desshalb sehen wir uns genöthigt, für unsere Ableitung zurückzugreifen auf eine hypothetische, uns vorläufig nicht genauer bekannte Thierform, bei welcher in der Cirkumferenz der Kloake noch ein einfacher Ringmuskel besteht (vgl. Textfig. 5 *Sph.c.c.*). Wir denken uns diesen zunächst ohne Verbindung mit Skelettheilen. In wie weit wir berechtigt sind, dies als ein primitives Verhalten anzusehen, müssen erst noch weitere Untersuchungen erweisen. Dadurch, dass sich in diesen Ringmuskel hinein die stärker sich entwickelnden Analdrüsen eindrängten, wurde derselbe in zwei Schichten gespalten. Wir gelangen so zum Phalangistazustand. Durch noch stärkere Volumzunahme der Analdrüsen, vielleicht wohl auch durch Verengerung des Beckenausganges kam es zu einer Annäherung des Sphincter an den Knochenrand des Sitzbeins und weiterhin zur Anheftung einzelner Muskelfasern an denselben. So erklärten wir uns bereits früher die Entstehung der Mm. ischio-cavernosi von Dasyurus maugei ♀. Ähnliche Vorgänge

können auch ohne Spaltung des einfachen Sphincter cloacae in zwei Schichten zur Ausbildung von muskulösen Verbindungen zwischen dem Ringmuskel und der ventralen knöchernen Begrenzung des Beckenausganges geführt haben. Einen solchen Zustand müssen wir voraussetzen, wenn wir die Entstehung der Dammmuskulatur weiblicher Feliden aufklären wollen.

Der einfache ursprüngliche M. sphincter cloacae wird aus dem N. pudendus innervirt. Alle von demselben Nerven versorgten Dammmuskeln sind als Differenzirungsprodukte des M. sphincter cloacae anzusehen.

Die Kloake ist allmählich immer seichter geworden und schließlich ganz verstrichen. Dadurch erhielten Enddarm und Urogenitalkanal gesonderte Außenöffnungen und trennten sich vollständig. An diesem Differenzirungsvorgang nahm auch der M. sphincter cloacae externus Theil. Einzelne Bündel desselben vereinigen sich bereits nach Umgreifung je eines der beiden Ausführungswege, der Haupttheil bleibt als Ring um beide gemeinsam zunächst noch erhalten (vgl. Textfigur 6). Wahrscheinlich im Anschluss an die stärkere Entwicklung von Schwellkörpern in der ventralen Wandung des Urogenitalkanales sind an dieser Stelle die muskulösen Theile reducirt und durch sehniges Gewebe ersetzt worden.

Fig. 6.



Schema.

A. Analöffnung. *U.* Urogenitalöffnung. *Sph.c.e* M. sphincter cloacae externus. *Sph.a.e.* M. sphincter ani externus. *Sph.u.e.* M. sphincter urogenitalis externus.

Die Analdrüsen, die auf jeder Seite des Enddarmes ein bedeutendes Volumen erreichten, haben einen Theil des Sphincter cloacae vor sich her gestülpt und dadurch eine muskulöse Bedeckung erhalten, die jedoch in engstem Zusammenhang mit dem Schließmuskel bleibt.

Aus denjenigen Muskelfasern, die Verbindung mit dem Knochenrand des Beckenausganges gewannen, haben sich auf jeder Seite zwei besondere Muskelstränge in Folge ihrer eigenartigen funktionellen Bedeutung herausgebildet. Die Mm. ischio-cavernosi durchziehen in nahezu transversaler Richtung das Becken. Sie entspringen an der Übergangsstelle vom horizontalen zum ventral aufsteigenden

Sitzbeinast. Bei den weiblichen Katzen gehen sie nicht wie bei den Beutelthieren direkt in den M. sphincter cloacae über. Es hängt dies damit zusammen, dass auf der ventralen Seite des Ringmuskels die Muskelfasern geschwunden und durch sehniges Gewebe ersetzt sind. Dem entsprechend befestigen sich auch die beiden Mm. ischiocavernosi an einer gemeinsamen Endsehne, die durch einen Theil der ventralen Aponeurose des Sphincter cloacae repräsentirt wird. Wenn es uns auch nicht gelang, bei den weiblichen Katzen Beziehungen zwischen den Ischio-cavernosus-Endsehnen und den Venen der Clitoris festzustellen, so ist doch zu vermuthen, dass solche vorhanden sind und eine wesentliche Wirkung der Mm. ischio-cavernosi in dem Verschluss dieser Venen besteht. Offenbar in funktioneller Beziehung zu den Analdrüsen sind außerdem noch zwei andere Muskelstränge entstanden, die in der Nähe der Symphyse auf jeder Seite entspringen und, von hier aus in sagittaler Richtung das Becken durchziehend, mit der Muskelbedeckung der Analdrüsen sich verbinden. Diese gehen also direkt in den M. sphincter cloacae über. Der Zusammenhang derselben mit den Endsehnen der Mm. ischiocavernosi deutet darauf hin, dass beide Gebilde aus einer ursprünglich einheitlichen Muskelmasse entstanden, die die Verbindung zwischen M. sphincter cloacae externus und ventraler knöcherner Beckenbegrenzung herstellte.

Der breite Schließmuskel der Kloake der Marsupialier wirkte auch zur Kompression des Harnröhrenendes, das in die Kloake einmündet. Zum Verschluss der Harnröhre wird eine besondere Einrichtung nothwendig, wenn mit der Trennung von Enddarm und Urogenitalkanal der gemeinsame Sphincter sich zurückbildet. Die in der Cirkumferenz des Urogenitalkanales bestehen bleibenden Ringfasern besitzen nur eine geringe Breite und wirken im Wesentlichen auf die Vulva. Desshalb sehen wir vom ursprünglichen M. sphincter cloacae aus muskulöse Theile weiter in die Beckenhöhle hinein sich erstrecken, die Anfangs in cirkulären Touren die Scheide und Harnröhre gemeinsam, weiterhin letztere allein einschließen. So entsteht unser M. sphincter urogenitalis externus der weiblichen Katzen.

Wir sind damit zur Gestaltung der Perinealmuskulatur von Felis catus domestica ♀ gelangt. Dasselbe gilt anscheinend von Galictis barbara ♀.

Die übrigen weiblichen Feliden weisen den einzigen Unterschied auf, dass bei ihnen die freie strangförmige Fortsetzung des M. compressor glandulae analis mit der Ischio-cavernosus-Endsehne voll-

ständig verschmilzt. Von hier aus besteht eine sehnige Verbindung nach der Symphyse hin, die offenbar als Ersatz eines muskulösen Endstückes aufzufassen ist.

Geringe Veränderungen führen uns von dem jetzt klar gestellten Zustand der Dammmuskulatur weiblicher Feliden zu den Verhältnissen bei Canis familiaris ♀, dem zweiten von uns unterschiedenen Grundtypus.

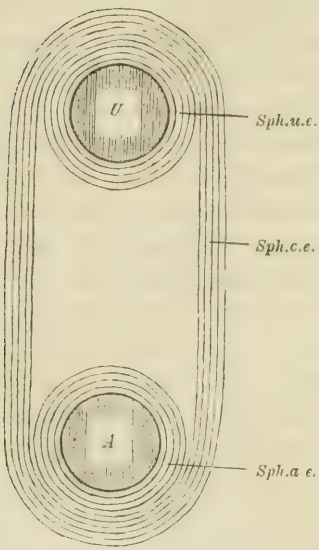
Die Umbildungen der Muskulatur gründen sich auf Verschiebungen in den Lagerungsbeziehungen von Enddarm und Urogenitalkanal, und ferner auf die stärkere Entwicklung der Schwellkörper bei weiblichen Hunden.

Die beiden Ausführungswege für Darmkanal und Urogenitalsystem, die bei den Katzen noch nahe neben einander liegen, haben sich allmählich immer weiter von einander entfernt. Dies Auseinanderweichen ist endlich bei den weiblichen Hunden zu so hohem Grade vorgeschritten, dass das Ende des Darmes nach der Dorsalseite, das Endstück des Urogenitalkanales nach der Ventralseite hin umgeschlagen erscheint. Diese divergente Bewegung betrifft nur die aus dem Beckenausgang heraushängenden Theile der beiden Eingeweidesysteme. Denn obgleich Anus und Vulva weit von einander entfernt nach außen sich öffnen, liegen doch innerhalb des Beckens Rectum und Vagina noch nahe neben einander.

Die in Folge dieser Bewegung der beiden Ausführgänge eintretenden Veränderungen verfolgen wir am besten an der Hand der Textabbildungen 7—10. Wir sehen bei der Katze neben gesonderten Sphincteren für Anus und Vulva noch eine erhebliche, beide zusammen ringförmig umgreifende Muskelmasse. Mit dem Auseinanderweichen der beiden umschlossenen Theile werden die beide verbindenden Muskelfasern in die Länge ausgezogen. Der ursprünglich etwa eiförmige M. sphincter cloacae erhält nun eine langgestreckte elliptische Form. Zwischen seinen lateralen Partien und den besonderen Sphincteren von Enddarm und Urogenitalkanal entsteht ein leerer Raum (Fig. 7). Unter dem Druck seitlich gelegener Gewebstheile weichen die langgestreckten Muskelzüge nach der Stelle des geringsten Widerstandes aus. Sie nähern sich von beiden Seiten her der Mittellinie, füllen den früher entstandenen leeren Raum aus und legen sich an einander, so dass sie nun einen einheitlichen Muskelstrang darstellen (Fig. 8). Aus dem gemeinsamen M. sphincter cloacae sind zwei neue, nicht völlig geschlossene Muskelringe je um Anus und Vulva entstanden, die in einer Ebene liegen

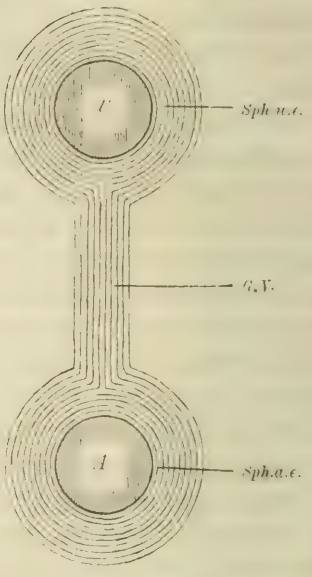
und durch gerade Verbindungszüge mit einander in Zusammenhang stehen. Jetzt beginnt mit der stärkeren Entwicklung von Schwellkörpern in den Wandungen des Urogenitalkanales letzterer nach der Bauchseite des Thieres hin sich umzubiegen. Dadurch kommen dessen Ringfasern in eine andere Ebene zu liegen wie diejenigen des Rectum, und es bietet sich ein Bild wie auf Textfigur 9. Es ist dies nichts Anderes als der Zustand der Dammmuskulatur bei dem von uns an zweiter Stelle beschriebenen und auch auf Taf. XII

Fig. 7.



Schema.
Erklärung wie bei Fig. 6.

Fig. 8.

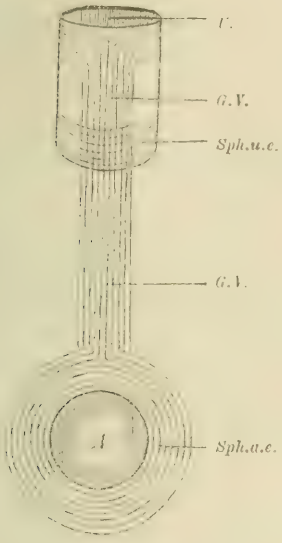


Schema.
G.V. gerade Verbindungszüge, im Übrigen dieselbe Erklärung wie Fig. 6.

Fig. 5 von der Seitenansicht abgebildeten weiblichen Hund. Wir müssen dies als ein vorübergehendes und funktionell nicht sehr günstiges Stadium ansehen. Um eine energische Kompression der Vulva zu ermöglichen, bedarf es eines vollständig geschlossenen und nicht eines auf der Dorsalseite offenen und in andere Muskelzüge fortgesetzten Ringes. Im Anschluss an die Erfordernisse der Funktion haben sich die einander am nächsten benachbart liegenden Muskelfasern in der Mittellinie vereinigt. Als Zeugnis für diesen Vorgang sehen wir die daselbst befindliche Raphe an. In gleicher Weise haben sich die Bündel in der Cirkumferenz des Enddarmes

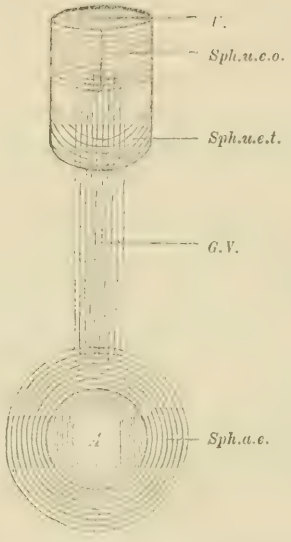
größtentheils zu einem vollständigen Ring zusammengeschlossen und mit dem bereits früher bestehenden M. sphincter ani vereinigt. Nur wenige setzen sich direkt in die an Umfang abnehmenden geraden Verbindungszüge fort. Dagegen sind der ursprüngliche M. sphincter urogenitalis und der später entstandene Ringmuskel nicht mit einander verschmolzen. Es hängt dies jedenfalls damit zusammen, dass in Folge der Entwicklung der Schwellkörper die Urogenitalmündung distalwärts verlegt ist. Im ursprünglichen Zustand, wie bei der Katze, liegen Anus und Vulva in demselben Niveau. Durch

Fig. 9.



Schema.
Dieselbe Erklärung wie Fig. 8.

Fig. 10.



Schema.
Sph.u.e.o. oberflächlicher M. sphincter urogenitalis externus. *Sph.u.e.t.* tiefe Schicht desselben Muskels. Im Übrigen Erklärung wie in Fig. 8.

das Wachsthum der Schwellkörper aber wird der Urogenitalkanal nicht unbeträchtlich verlängert und so der spätere Sphincter von dem früheren getrennt[1]. Dieselben stellen sich nun dar als die beiden

[1] Auch bei männlichen Beutelthieren haben wir eine erhebliche Ausbildung von Schwellkörpern beobachtet. Hier hielt aber das Längenwachsthum des Enddarmes gleichen Schritt mit der Verlängerung des Urogenitalkanales, so dass die ursprünglichen Lagebeziehungen zwischen den beiden Außenmündungen keine nennenswerthe Verschiebung erfuhren. Es ist wohl anzunehmen, dass bei den Carnivoren das Rectum nicht allein an dem Auswachsen des Uro-

von uns unterschiedenen Schichten des M. sphincter urogenitalis externus. Die tiefere und ursprünglichere gelangt hauptsächlich um den membranösen Theil der Harnröhre zu stärkerer Entfaltung, während die phylogenetisch jüngere, oberflächlichere Bildung dem Verschluss der Geschlechtsöffnung dient.

Da die Wandung des Urogenitalkanales auf der Ventralseite durch Einlagerung kräftiger Schwellkörper eine starre Beschaffenheit erhalten hat, ist hier der muskulöse Theil des Sphincter urogenitalis geschwunden und durch aponeurotisches Gewebe ersetzt worden.

Auch bei den weiblichen Hunden ist der M. sphincter ani auf beiden Seiten vorgewölbt durch die voluminösen Analdrüsen. Der freie Strang, der von hier aus nach der Symphyse hinzog, ist wahrscheinlich den geraden Verbindungszügen beigeordnet, die sehnige Verbindung der Ischio-cavernosus-Endsehne mit dem ventral aufsteigenden Sitzbeinast nahe der Symphyse allmählich immer schwächer geworden und endlich ganz geschwunden.

Während die Corpora cavernosa clitoridis in der ventralen Wand des Urogenitalkanales zu bedeutender Ausbildung gelangten und erheblich in die Länge wuchsen, sind die kräftigen divergirenden Crura auf beiden Seiten nahe dem cranialen Rand des M. sphincter cloacae nach außen hervorgetreten und haben einen Theil des gemeinsamen Ringmuskels vor sich her ausgestülpt, so dass sie von diesem eine Umhüllung erhielten, die sich von der großen Muskelmasse allmählich absonderte. Mit weiterer Volumzunahme sind sie auch an die Mm. ischio-cavernosi herangetreten und haben einen Theil dieser Muskeln in ihre muskulös-sehnige Bekleidung mit aufgenommen. Durch diesen Theil des ursprünglichen M. ischio-cavernosus, wie wir ihn bei den weiblichen Katzen finden, wurden die Bulbi durch sehniges Gewebe am Sitzbein befestigt, an der Stelle des Überganges vom horizontalen zum ventral aufsteigenden Ast. Ein kleiner Rest des primitiven M. ischio-cavernosus blieb aber auf jeder Seite übrig und ging nicht in die Bekleidung der Crura corporis cavernosi clitoridis auf. Dieser kleine Rest repräsentirt sich nun als M. ischio-urethralis, der seine ursprünglichen Beziehungen zu den Venen auf der Ventralseite der Clitoris beibehält und durch

---

genitalkanales nicht Theil nahm, sondern sogar im Gegentheil sich verkürzte. Auch ohne Messungen ist leicht ersichtlich, dass im Ganzen der Enddarm der Carnivoren lange nicht so weit aus dem Beckenausgang heraushängt als der der Beutelthiere.

die funktionelle Bedeutung wieder zu stärkerer Ausbildung gelangt. Seine genetische Zugehörigkeit zum M. ischio-cavernosus der weiblichen Hunde spricht sich, abgesehen von der gleichartigen Innervation, auch durch den innigen Zusammenhang beider am Ursprung aus. Es ist dies ein sehr wichtiger Punkt, der wohl im Auge zu behalten ist, dass der M. ischio-urethralis ein durchaus ursprüngliches Gebilde darstellt und phylogenetisch älter ist als der M. ischio-cavernosus höherer Formen, für dessen Bildung er zum großen Theil die Grundlage abgab.

Die eben gegebenen Ausführungen gelten in gleicher Weise wie für Canis familiaris ♀ auch für Nyctereutes spec. ♀, der bezüglich des oberflächlichen M. sphincter urogenitalis noch auf einem primitiven Zustand stehen geblieben ist, eben so wie der eine von uns untersuchte weibliche Hund.

Den dritten Grundtypus in der Dammmuskulatur der Carnivoren, nämlich den der männlichen Thiere, leiten wir ebenfalls direkt von den Zuständen bei weiblichen Katzen ab.

Die anfänglichen Veränderungen sind dieselben wie diejenigen, die zu den Verhältnissen bei weiblichen Hunden führen. Enddarm und Urogenitalkanal weichen zunächst in dorsaler und ventraler Richtung aus einander. Im Anschluss an diesen Vorgang wird der M. sphincter cloacae in die Länge gestreckt und erhält die Form einer Ellipse mit sehr ausgedehnter größter Achse. Darauf legen sich dessen lateralen, hauptsächlich gedehnten Partien in der Mittellinie an einander. Nun beginnt das Größenwachsthum der Schwellkörper. Es zeigen sich jetzt die ersten Unterschiede von den Befunden bei weiblichen Hunden. Die männlichen Schwellkörper dehnen sich nämlich sehr viel weiter in longitudinaler Richtung aus als die weiblichen. Desshalb erscheinen die Reste des M. sphincter cloacae nur auf den Anfangstheil des Penis beschränkt, während die mehr caudalwärts liegenden Partien nicht von Muskulatur umhüllt werden. Ein Übergangsstadium, in dem der oberflächliche M. sphincter urogenitalis lediglich als eine Fortsetzung der geraden Verbindungszüge erscheint, wie wir es bei Nyctereutes ♀ und einem weiblichen Hund beobachteten, war bei den männlichen Thieren nicht nachweisbar. Dagegen fanden wir verschiedene Stadien in der medianen Vereinigung der Ringfasern des Urogenitalkanales in einer Raphe. Da auch bei den männlichen Carnivoren im Zusammenhang mit der stärkeren Ausbildung von Schwellkörpern der Urogenitalkanal nach der Bauchseite hin umbiegt, so kommt auch hier der oberflächliche

M. sphincter urogenitalis in eine andere Ebene zu liegen als der M. sphincter ani. Die aus den geraden Verbindungszügen fortgesetzten Muskelbündel müssen sich zu einem vollständigen Ring um die Peniswurzel zusammenschließen im Interesse der Funktion. Letztere besteht wohl wesentlich in der Kompression des Bulbus corporis spongiosi. Daher erklärt sich auch, wesshalb bei den männlichen Thieren die mediane Vereinigung in den am meisten cranial gelegenen Theilen des Muskels beginnt. Einen solchen Zustand fanden wir bei den männlichen Katzen und auch bei einem männlichen Hund. Ein medianer Sehnenstreif als gemeinsamer Insertionspunkt für die von beiden Seiten herkommenden Bündel des M. sphincter urogenitalis findet sich nur im cranialen Theil des Muskels, im Bereich des Bulbus corporis spongiosi. Allmählich schreitet von hier aus der mediane Anschluss nach der Glans penis hin fort und als Endergebnis dieses Vorganges sehen wir die Gestaltung des oberflächlichen M. sphincter urogenitalis bei der Mehrzahl der männlichen Hunde. Bei diesen entspricht die mediane Raphe der Längenausdehnung der Ursprungslinie und die Fasern des Muskels haben vorwiegend rein transversale Verlaufsrichtung. Auch bei den männlichen Thieren sind auf der ventralen Fläche der starren Ruthe die muskulösen Partien des oberflächlichen M. sphincter urogenitalis reducirt und durch aponeurotisches Gewebe ersetzt worden.

Wie bei den weiblichen Hunden verschmelzen auch bei den männlichen Carnivoren die später entstandenen Ringfasern des Anus mit den früher bestehenden und bilden so den einheitlichen M. sphincter ani externus. In der Cirkumferenz des Urogenitalkanales dagegen bleiben die beiden zu verschiedenen Zeiten entstandenen Ringmuskeln getrennt und bilden die von uns beschriebene oberflächliche und tiefe Schicht. Deren Sonderung hängt eben so wie bei den weiblichen Hunden mit den Unterschieden im Niveau der ursprünglichen und der späteren Urogenitalmündung zusammen.

Die tiefe Schicht des M. sphincter urogenitalis hat bei den männlichen Thieren sich noch erheblich stärker entfaltet und ist längs der Pars membranacea urethrae bis nach der Prostata hin in die Beckenhöhle hinein gewandert.

Der M. compressor glandulae analis hat sich bei den männlichen Carnivoren in einem primitiveren Zustand erhalten als bei den weiblichen Hunden. Offenbar ist auch hier der freie Muskelstrang den geraden Verbindungszügen beigeschlossen, die einen früher bestehenden Zusammenhang zwischen M. sphincter ani und M. sphincter

urogenitalis externus dokumentiren. Die ursprüngliche Verbindung des M. compressor glandulae analis mit der Symphyse ist bei den männlichen Feliden noch zum Ausdruck gebracht durch einen paarigen Sehnenstreif, der, im Arcus pubis nahe der Symphyse entspringend, sich an der Endsehne des M. ischio-cavernosus befestigt.

Bei den weiblichen Feliden besitzen die den Cowper'schen Drüsen der Männchen homologen Duverney'schen Drüsen nur relativ geringes Volumen; sie bewirken eine geringe Vorwölbung des M. sphincter cloacae, die keinen besonderen Namen erhielt. Stärker ausgebildete Cowper'sche Drüsen fanden wir bei den männlichen Feliden. Die Drüsen haben einen Theil des tiefen M. sphincter urogenitalis vor sich her gewölbt und ausgestülpt und auf diese Weise eine eigene selbständige Muskelkapsel erhalten, die wir als M. compressor glandulae Cowperi bezeichneten. Den Caniden fehlen diese drüsigen Gebilde.

In ganz analoger Weise, wie wir es bei den weiblichen Hunden ausführten, entstand auch bei sämmtlichen männlichen Carnivoren aus dem ursprünglichen M. ischio-cavernosus der weiblichen Katzen eine muskulöse Hülle für die Crura des Corpus cavernosum penis, die diese am Sitzbeinrand befestigte. Als Rest des ehemaligen M. ischio-cavernosus blieb auch hier der M. ischio-urethralis bestehen, der durch seine wesentliche funktionelle Bedeutung wieder zu stärkerer Ausbildung gelangte.

Von fundamentaler Bedeutung erscheint endlich noch ein Befund, den wir bei einem unserer Präparate männlicher Hunde beobachteten. Hier hat sich nämlich von der muskulösen Bekleidung des Bulbus corporis cavernosi penis auf jeder Seite ein kleiner Muskelstrang losgelöst. Am Ursprung blieb er in Zusammenhang mit der Muskelmasse, der er entstammt; seine Ansatzstelle dagegen wanderte von der Vereinigungsstelle der beiden Crura am Urogenitalkanal weiter cranialwärts nach dem Beckenausgang hin und fixirte sich auf der dorsalen Fläche des Bulbus corporis spongiosi.

Auf der einen Seite unseres Präparates zeigt auch der M. ischio-urethralis Neigung zur Spaltung. Wir sehen hier ein ganz zartes Muskelgebilde, das mit dem genannten Muskel gemeinsam inserirt, am Ursprung sich aber von ihm trennte, indem es entlang der inneren Beckenfläche der horizontalen Sitzbeinleiste eine kleine Strecke weiter dorsalwärts rückte.

Die Hauptergebnisse unserer morphologischen Betrachtungen über

die Dammmuskulatur der Carnivoren können wir in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Die gesammten komplicirten Muskelgebilde, die aus dem N. pudendus innervirt werden, stammen ab aus einem ursprünglich einheitlichen Muskel, dem M. sphincter cloacae externus. Eben so ist auch die vielgestaltige subcutane Muskulatur der Dammgegend von einem primitiven M. sphincter cloacae subcutaneus abzuleiten. Ob aber letzterer eine Fortsetzung der ausgedehnten Hautmuskulatur des Rumpfes darstellt, oder vom M. sphincter cloacae externus aus durch Anschluss von Fasern an die Haut entstanden ist, muss vorläufig unentschieden bleiben. Die Differenzirungen beider Sphincteren der Kloake sind hervorgerufen durch Auseinanderweichen der Endstücke von Enddarm und Urogenitalkanal und durch starke Ausbildung von Schwellkörpern. Der M. ischio-urethralis ist der Rest eines sehr primitiven Verhaltens und steht in nächster Beziehung zu dem M. ischio-cavernosus der weiblichen Feliden.

Der Dreimuskelkomplex steht genetisch völlig unabhängig neben der aus dem N. pudendus versorgten Muskulatur. Er repräsentirt bei Beutelthieren wie bei Carnivoren in der Mehrzahl der Fälle einen reinen Schwanzmuskel. Funktionelle Beziehungen zu Enddarm und Urogenitalkanal sind in vereinzelten Fällen dadurch angedeutet, dass Fasern aus dem M. ischio-pubo-caudalis mit diesen Organen in Verbindung treten.

Auch der M. spinoso-caudalis ist ein Schwanzmuskel, der aber überall durch seine entgegengesetzte Funktion dem Dreimuskelkomplex gegenübersteht.

Die glatte Muskulatur weist bei Beutelthieren und Carnivoren nur geringe Unterschiede auf, die aus den angenommenen Umbildungen leicht verständlich sind.

(Fortsetzung im nächsten Heft.)

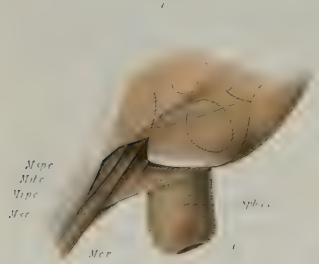
Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI und XII.

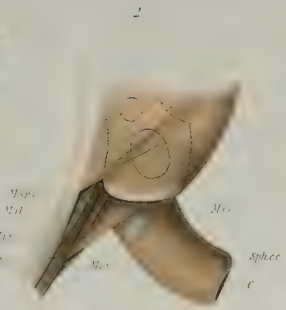
Sämmtliche Figuren sind nach der Natur gezeichnet, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 1. Caudales Körperende von Phalangista vulpina ♀.
Fig. 2. - - - Dasyurus maugei ♀.
Fig. 3. - - - Dasyurus maugei ♂.
Fig. 4. - - - Felis catus domestica ♀.
Fig. 5. - - - Canis familiaris ♀.
Fig. 6. - - - Felis catus domestica ♂.
Fig. 7. - - - Canis familiaris ♂.

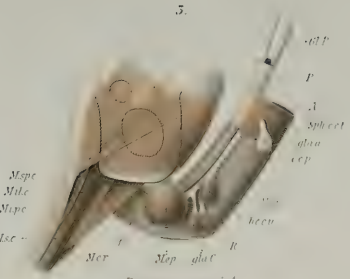
C. Kloake,
A. Anus,
V. Vulva,
P. Penis,
Gl.P. Glans penis,
gla.a. Glandula analis,
gla.C. Glandula Cowperi,
c.c.p. Corpus cavernosum penis,
c.c.u. Corpus cavernosum urethrae,
b.c.c.u. Bulbus corporis cavernosi urethrae,
U. Urethra,
Sph.c.s. M. sphincter cloacae subcutaneus,
Sph.a.s. M. sphincter ani subcutaneus,
Sph.c.e. M. sphincter cloacae externus,
Sph.c.e.t. M. sphincter cloacae externus tief,
Sph.a.e. M. sphincter ani externus,
Sph.u.e.o. M. sphincter urogenitalis externus oberflächl.,
Sph.u.e.t. M. sphincter urogenitalis externus tief,
M.i.c. M. ischio-cavernosus,
M.l.p. M. levator penis,
M.e.p. M. erector penis,
C.gla.a. M. compressor glandulae analis,
M.il.c. M. ilio-caudalis
M.i.p.c. M. ischio-pubo-caudalis,
M.s.c. M. sacro-caudalis,
M.sp.c. M. spinoso-caudalis,
M.c.r. M. caudo-rectalis,
M.r.cl. M. retractor cloacae,
M.r.r.v. M. retractor recti et vaginae,
M.r.r.p. M. retractor recti et penis.



Phalangista vulpina ♀

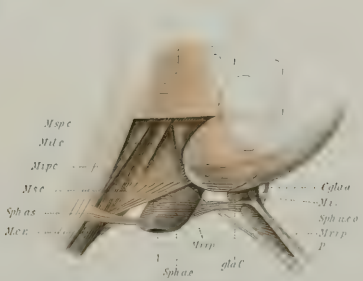


Dasyurus maugei ♀



Dasyurus maugei ♂

Felis catus domestica ♀

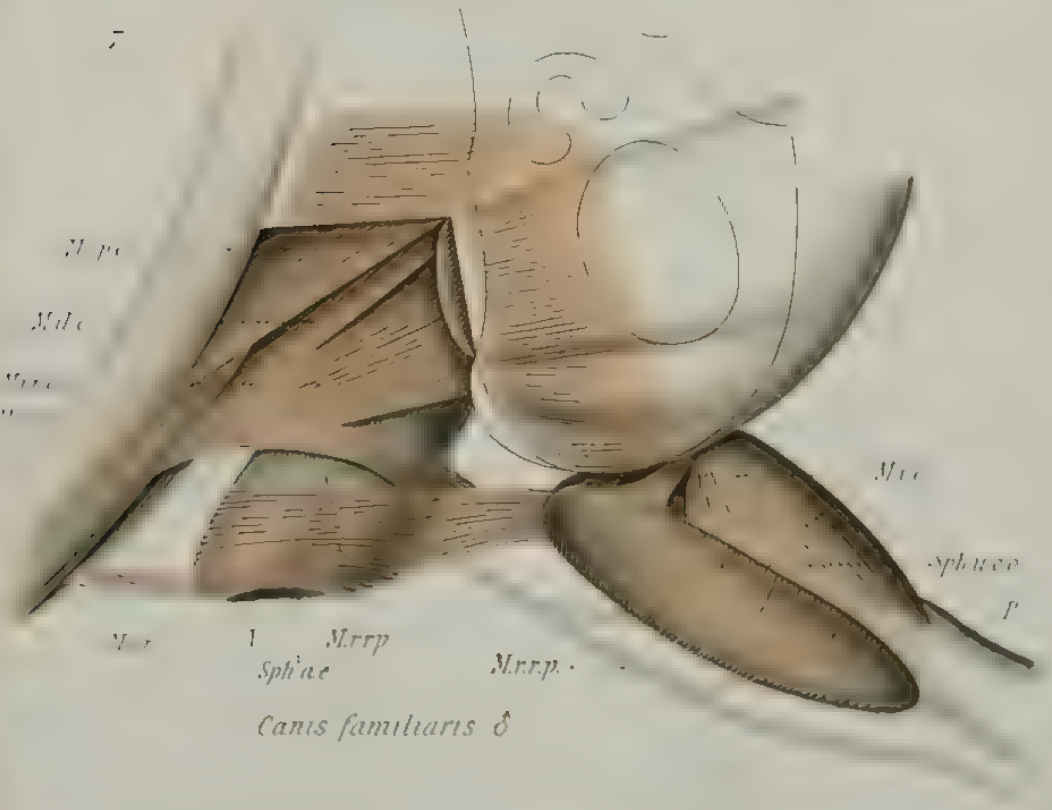


Felis catus domestica ♂

5.

A Sph.ae Mrrv Sph.u.e.t. Sph.u.e.v

Canis familiaris ♀



Canis familiaris ♂

Zur Morphologie der Dammmuskulatur.

Von

Dr. H. Eggeling,

Zürich.

(Schluss.)

Prosimier.

Verzeichnis der untersuchten Species.

Arctocebus calabarensis ♀ 1,	
Stenops tardigrada ♀ 3,	Stenops tardigrada ♂ 1,
	Stenops gracilis ♂ 1,
	Stenops potto ♂ 1,
Otolicnus crassicaudata ♀ 1,	
Otolicnus galago ♀ 1,	
Lemur catta ♀ 1,	Lemur catta ♂ 2,
Lemur coronatus ♀ 1,	Lemur coronatus ♂ 1,
Lemur mongoz ♀ 1,	
Lemur macaco ♀ 1,	
	Lemur varius ♂ 1.

Die beigefügten Zahlen bezeichnen die Anzahl der von jeder Species untersuchten Exemplare.

Die in der Gruppe der Prosimier vereinigten Thiere weisen vielfach nicht unerhebliche Unterschiede auf, wie wir auch an der äußeren Gestaltung des caudalen Körperendes reichlich zu beobachten Gelegenheit finden.

Als wesentliche Grundlage für unsere weiteren Forschungen betrachten wir zuerst das Becken der Prosimier. Dasselbe besteht aus den drei Knochenpaaren der Ossa ilium, Ossa ischii, Ossa pubis. Ob sich bei den Prosimiern im Jugendzustand vielleicht auch die bei den Carnivoren erwähnten Osselets cotyloïdiens finden, ist mir nicht bekannt. An den Ossa pubis der Halbaffen konnte ich keine

erheblichen Unterschiede von den entsprechenden Knochentheilen der Beutelthiere und Carnivoren auffinden. Deren absteigende Äste sind in einer medianen Schambeinsymphyse verbunden. Einen recht bemerkenswerthen Befund boten hingegen die Ossa ischii. Wir können an denselben bei den Prosimiern nur zwei Äste deutlich unterscheiden, nämlich einen dorsal aufsteigenden und einen horizontalen. Letzterer beginnt dorsal mit dem gewulsteten Tuber ischii und geht ohne markirte Trennung in den ventral aufsteigenden Ast über. Beide erstrecken sich in vollkommen gerader Linie. Dieser horizontale Sitzbeinast tritt an das caudale Ende der Schambeinsymphyse heran und vereinigt sich hier mit dem absteigenden Schambeinast. An der Bildung der Symphyse nehmen die Ossa ischii der Prosimier nicht Theil.

Wechselnd ist bei den verschiedenen Vertretern der Halbaffen die Größe der Winkel zwischen den einzelnen Knochenleisten. Als Resultat dieser Verschiedenheiten finden wir Unterschiede in der Gestalt des Arcus pubis. Ein solcher findet sich bei den Lemuren und auch bei Otolicnus in ziemlich kräftiger Ausbildung, etwas flacher scheint er bei Stenops und Arctocebus zu sein. Von letzteren beiden stand mir kein Skelet zur Verfügung. Ich war desshalb auf die Beurtheilung der Verhältnisse am feuchten Präparat angewiesen.

Nahe am cranialen Ende des dorsal aufsteigenden Sitzbeinastes, also benachbart der Hüftgelenkspfanne, beachten wir einen dorsal gerichteten Vorsprung, die Spina ischiadica.

Besehen wir nun den Beckenausgang vom Schwanze her, so fällt uns auf, dass die horizontalen Sitzbeinäste stark der Mittellinie genähert sind. Der Symphysenwinkel ist bedeutend kleiner als ein rechter. Der Beckenausgang erscheint demnach in transversaler Richtung verengt. Besonders eng und starr ist er bei Arctocebus und Stenops. Bei diesen beiden Formen schließt sich an das aus drei unter einander verwachsenen Wirbeln bestehende Os sacrum nur ein ganz kurzer, wenig beweglicher, rudimentärer Schwanz an, der äußerlich kaum wahrnehmbar ist. Die Querfortsätze der Caudalwirbel sind nur durch einen ganz schmalen Spalt getrennt von den dorsal aufsteigenden Sitzbeinästen. Die Lemuren und Otolicnus besitzen einen wohl ausgebildeten, langen Schwanz.

Die weiblichen Thiere zeigen den wesentlich einfacheren Befund, wesshalb wir zunächst auf diese eingehen. Sämmtliche untersuchten Exemplare waren in Alkohol konservirt. Der Erhaltungszustand derselben war sehr verschieden, so dass nur das eine oder

andere Präparat über die feineren Verhältnisse in der Anordnung der Muskulatur genügenden Aufschluss geben konnte. Auffallend ist in allen Fällen die geringe Ausbildung und schlaffe Beschaffenheit der Muskeln. Es hängt dies vielleicht damit zusammen, dass jedenfalls die Mehrzahl der Präparate aus zoologischen Gärten stammte und die Thiere in Folge beschränkter Bewegung und nicht durchaus genügender Nahrung eine Einbuße in der Entwicklung ihrer Muskulatur erlitten hatten.

Die äußere Anordnung der Theile am Schwanzende der Thiere zeigt bei den verschiedenen Vertretern der weiblichen Prosimier Abweichungen. Dieselben werden einestheils bedingt durch die wechselnde Länge des Schwanzes. Eine andere Differenz spricht sich aus in dem Verhalten der äußeren Urethralmündung zur Clitoris. Letzteres Organ ist bei allen Prosimiern überaus kräftig entfaltet und ragt nach außen sehr weit vor, so dass es einem Penis gleicht. Bei Stenops tardigrada und Arctocebus calabarensis ist die Clitoris in ihrer ganzen Länge von der Harnröhre durchbohrt. Bei den Lemuren dagegen öffnet sich die Urethra noch innerhalb der Vulva an der Basis der Clitoris. Letztere zeigt dann auf ihrer dorsalen Seite eine Rinne. Nur unser Exemplar von Lemur catta machte eine Ausnahme. Hier liegt die Harnröhrenmündung in der Mitte der Clitoris auf deren dorsaler Seite. Als Fortsetzung der Harnröhre erscheint eine bis zur Glans clitoridis sich erstreckende Rinne. In allen anderen wesentlichen Punkten sind die topographischen Befunde der Dammgegend bei sämmtlichen untersuchten weiblichen Prosimiern gleich und stellen sich folgendermaßen dar: Der Enddarm hängt weit aus dem Becken heraus und ist nach der Dorsalseite hin umgeschlagen. Er liegt nahe an der Wurzel des Schwanzes, an der er noch eine kurze Strecke weit caudalwärts zieht, um daselbst auszumünden. Bei Stenops und Arctocebus wird die Analöffnung nur um ein ganz Geringes von dem Schwanzstummel überragt. In ventraler Richtung schließt sich an den Anus eine schmale behaarte Regio perinealis an. Letztere trennt Anus und Vulva. Ventral von letzterer, ganz nahe neben derselben, am Übergang von der caudalen zur ventralen Fläche des Thieres, befindet sich die starke Clitoris. Der Urogenitaltractus wendet sich nach seinem Austritt aus dem Becken nach der Bauchseite hin. Auf der ventralen Fläche desselben treten deutlich sichtbar die Schwellkörper hervor. Das Corpus cavernosum clitoridis beginnt mit zwei stark entwickelten Crura, die auf jeder Seite der Symphyse im ventralen und mittleren

Drittel der horizontalen Sitzbeinkante bis zur Grenze nach dem Tuber ischii hin befestigt sind.

Die Muskulatur der Dammgegend zeigt bei der relativ großen Anzahl von mir untersuchter Formen von weiblichen Prosimiern in den meisten Punkten übereinstimmende Gestaltung. Nur der Grad der Ausbildung des Schwanzes geht Hand in Hand mit Verschiedenheiten in der Entfaltung bestimmter Muskelgruppen. Wir können jedoch die Beschreibung der Dammmuskeln sämmtlicher weiblicher Prosimier zusammenfassend behandeln und im Verlaufe unserer Darstellung die Unterschiede einzelner Präparate hervorheben.

In allen Fällen beobachten wir im engsten Zusammenhang mit der Haut der caudalen Körperfläche einen zarten quergestreiften Muskel. Seine Ausdehnung ist sehr wechselnd. Die meisten Formen zeigen nur wenige Muskelbündel, die von der Haut in der Gegend der Schwanzwurzel entspringen, von beiden Seiten her die Analöffnung umgreifen und dann in der Mittellinie sich durchkreuzen. Relativ am kräftigsten stellt sich dieser Muskel dar bei Arctocebus calabarensis. Er nimmt hier seinen Ausgang von den beiden seitlichen Theilen des stummelförmigen Schwanzes, resp. von dessen Hautbedeckung. Auch hier bildet der Muskel keine dichte Lage, sondern wird nur durch getrennte schmale Muskelbündel repräsentirt.

Auch um die Vulva ziehen subcutan gelagerte ringförmige Muskelzüge. Sie sind durch einen muskelfreien Raum getrennt von dem subcutanen Muskelring des Anus. Bei unseren meisten Präparaten enden die Fasern nach Umgreifung der Vulva indem sie sich mit einander durchflechten. Nur bei drei Thieren beobachteten wir eine Fortsetzung dieses Muskels nach der Bauchseite hin. Arctocebus calabarensis besitzt auch die subcutane Muskulatur in der Cirkumferenz der Geschlechtsöffnung in verhältnismäßig kräftiger Ausbildung. Nach Durchflechtung der Fasern auf der Ventralseite der Vulva gehen von diesem Kreuzungspunkt zwei schmale Muskelstränge aus, die nach der Bauchfläche des Thieres hinziehen und dabei divergente Richtung einschlagen. Zwischen beiden findet sich in der Haut der Unterbauchgegend ein muskelfreier Raum, der annähernd ovale Gestalt erhält. Die eine Spitze des Ovals liegt an der Kreuzungsstelle, von der die Muskelzüge ausgehen. In der Höhe des Nabels breiten sich die schmalen Muskelstränge fächerförmig aus und inseriren hier an der Haut. Dadurch kommt wieder eine Annäherung der vorher divergent verlaufenden Muskeln zu Stande und es entsteht der craniale Abschluss des erwähnten Ovals.

Eines von unseren Exemplaren von Stenops tardigrada bietet ebenfalls eine Fortsetzung des subcutanen Muskelringes der Vulva nach der Bauchseite hin; doch reichen hier die beiden Muskelstränge nicht bis zur Nabelhöhe heran. Noch viel schwächer erscheinen sie bei Otolicnus crassicaudata. Sie überschreiten nur wenig den cranialen Rand der Schambeinsymphyse und strahlen dann nach dem Integument der Unterbauchgegend aus.

Über die Innervation dieser außerordentlich schwachen Muskulatur ließ sich nichts Sicheres bestimmen.

Die eben beschriebenen subcutanen Muskelringe um Anus und Vulva erscheinen durchaus nicht als ganz selbständige gesonderte Bildungen. Vielmehr stehen sie durch Austausch von Muskelfasern in Verbindung mit anderen ringförmigen Muskelzügen, die mehr in der Richtung nach der Beckenhöhle hinein Enddarm und Urogenitalkanal einhüllen. Wir trennen jedoch auch bei den Prosimiern beide von einander, wie es bereits bei den Carnivoren geschah. Die Hautmuskeln der Dammgegend, die gar keine Verbindungen unter einander aufweisen, bezeichnen wir als M. sphincter ani und sphincter urogenitalis subcutaneus.

Während die subcutanen Sphincteren ihre größte Flächenausdehnung in einer transversalen Ebene darbieten, erstrecken sich die tieferen Muskeln hauptsächlich in der Längsrichtung der Eingeweide. Sie besitzen eben so wie die subcutanen Muskeln bei den Halbaffen eine außerordentlich geringe Entfaltung. Auf der Dorsalseite des Rectum gehen die Muskelbündel ohne Trennung in einander über. Nur bei Lemur catta glaubte ich daselbst eine Raphebildung konstatiren zu können. Lockeres, nicht in Gestalt einer Ursprungssehne darstellbares Bindegewebe füllt den geringen Zwischenraum zwischen Rectum und Schwanzwurzel. Auch auf der ventralen Fläche des Enddarmes erscheint der Ringmuskel völlig geschlossen mit der einzigen Ausnahme von Lemur catta, der eine Andeutung einer Raphe auch hier zeigt. In allen Fällen gehen von dem Schließmuskel des Afters sehr straffe sehnige Züge ventralwärts und stehen hier in Verbindung mit der Muskulatur des Urogenitalkanales. Der Schließmuskel der Vulva besteht aus einem muskulösen und einem sehnigen Theil. Der letztere wird repräsentirt durch eine Aponeurose, die die Ventralfläche der Clitoris bedeckt. An derselben endigen die von beiden Seiten herantretenden muskulösen Ringfasern. Der muskulösschnige Ring um den Urogenitalkanal besitzt eine Fortsetzung cranialwärts, d. h. in der Richtung nach der Beckenhöhle hinein.

Dieselbe stellt sich dar als ein vollständiger Muskelring um Scheide und Harnröhre. Sie beschränkt sich auf den nicht von Schwellkörpern umgebenen Theil des Urogenitalkanales. Relativ noch am kräftigsten erscheint diese Bildung bei Lemur catta und Arctocebus calabarensis, im Übrigen ist sie außerordentlich schwach.

Diese tiefer gelegenen Muskeln stellen wir den Hautmuskeln als M. sphincter externus an die Seite, und zwar unterscheiden wir zwischen einem Sphincter ani und Sphincter urogenitalis externus. Letzterer zerfällt in einen oberflächlichen muskulös-sehnigen und einen sehr schwachen tiefen, rein muskulösen Theil. Dem Sphincter externus steht als internus ein glatter Schließmuskel gegenüber, dessen Verhalten wir nicht prüften.

Die am horizontalen Sitzbeinrand befestigten Crura des Corpus cavernosum clitoridis liegen eine Strecke weit der Knochenleiste auf, indem sie von der Befestigungsstelle an im Arcus pubis nach der Symphyse zu verlaufen. In der Nähe der letzteren vereinigen sie sich zur Bildung des Schaftes des Corpus cavernosum. Die Crura werden bedeckt von einer muskulös-sehnigen Hülle, die sie von allen Seiten umgiebt und die Fixirung am horizontalen Sitzbeinast bewerkstelligt. Der muskulöse Theil dieser Umhüllung stellt sich dar als ein schmales Muskelband, das an der Grenze von dorsalem und mittlerem Drittel der horizontalen Sitzbeinleiste entspringt, auf der caudalen Fläche des Crus sich entlang erstreckt und endlich in die Aponeurose übergeht, welche die Ventralseite des Urogenitalkanales überkleidet.

Ein derartiger Befund ist bei allen von uns untersuchten Prosimiern festzustellen.

Der Muskel steht in Verbindung mit dem Os ischii und Corpus cavernosum und wird von uns als M. ischio-cavernosus benannt.

Bei Arctocebus calabarensis, Otolicnus crassicaudata und Lemur coronatus konnten wir konstatiren, dass die Mm. sphincter ani und sphincter urogenitalis externus, sowie ischio-cavernosus von außen her aus dem N. pudendus versorgt werden.

Nur bei Lemur mongoz konstatirten wir noch einen zweiten quergestreiften Muskel, der, vom Sitzbein entspringend, zum Urogenitalkanal in Beziehung tritt. Dieser paarige, sehr zarte Muskelstrang entspringt auf jeder Seite vom horizontalen Sitzbeinast nahe der Symphyse, etwas ventral vom Ursprung des M. ischio-cavernosus. Von diesem ist er nur durch einen schmalen Zwischenraum getrennt. Der Muskel verläuft schräg median- und ventralwärts, hat also an-

nähernd dieselbe Verlaufsrichtung wie der M. ischio-cavernosus. Die von beiden Seiten entspringenden Muskelchen treten an den Urogenitalkanal heran und gehen in eine dünne Sehne über, die beiden zugleich als Ansatzpunkt dient. Diese Endsehne liegt auf der ventralen Seite der muskelumhüllten Harnröhre, cranial von dem Beginn des Corpus cavernosum clitoridis. Mit der Ringmuskulatur der Harnröhre erscheint die Endsehne fest verbunden. Beziehungen derselben zu den Venen der Clitoris konnten wir ohne Herstellung von Injektionspräparaten nicht feststellen.

Das kleine Muskelpaar verbindet Os ischii und Harnröhre. Es wird desshalb von uns mit dem Namen M. ischio-urethralis belegt. Wir betonten bereits früher, dass diese Benennung zuerst von Ellenberger und Baum in Bezug auf den Hund eingeführt wurde.

Wir gehen nun über zur Besprechung einer Muskelgruppe, die in nahen Beziehungen zum Schwanz steht. Dieselbe bietet bei den mit kräftigem Schwanz ausgestatteten Lemuren gegenüber den schwanzlosen Arctocebus und Stenops so erhebliche Verschiedenheiten dar, dass wir diese Befunde gesondert beschreiben müssen. Bei den Lemuren sehen wir auf jeder Seite der das Becken verlassenden Eingeweide einen kräftigen Muskelkomplex aus der Beckenhöhle heraus dem Schwanze zu ziehen. Die Muskelmasse sammelt sich von einer ausgedehnten Ursprungslinie. Letztere beginnt bei Lemur coronatus und catta am caudalen Ende der Schambeinsymphyse, erstreckt sich an dieser entlang, greift auf den horizontalen Schambeinast über, verläuft dann an der Linea arcuata interna des Os ilium und erscheint von hier aus fortgesetzt durch Muskelbündel, die von den Seitentheilen des Os sacrum und ferner auch von den Seitenfortsätzen der ersten Schwanzwirbel entspringen. In dieser Ursprungslinie finden sich an zwei Stellen Unterbrechungen. Eine nur ganz unbedeutende Lücke wird gebildet durch den Durchtritt von N. und A. obturatoria. Diese Lücke liegt am Tuberculum ilio-pubicum, also an der Grenze zwischen Os pubis und Os ilium. Ein ziemlich weiter Spalt, der durch die Nervenplexus ausgefüllt wird, trennt die vom Os ilium und vom Sacrum ausgehenden Portionen. Von diesem Ursprungsbezirk aus ziehen die Muskelfasern durch die Beckenhöhle dem Schwanz zu und bilden zusammen eine Öffnung, durch die Enddarm und Urogenitalkanal hindurchtreten. Auf diesem Verlaufe vereinigen sich die vom Os pubis und Os ilium entspringenden Muskelzüge vollständig; mit dem vom Sacrum und den Schwanzwirbeln in einzelnen Ursprungszacken ausgehenden Muskel-

bauch tauschen sie Bündel aus. Am Ansatz am Schwanz sind die drei Portionen nicht mehr deutlich zu trennen. Die vom Schambein und Darmbein kommenden Fasern gehen zum Theil in die oberflächliche Schwanzfascie über. Der Rest sowie die sacrale Portion lassen eine Anzahl schmaler rundlicher Sehnen hervorgehen, die, in gesonderte aponeurotische Scheiden geborgen, am Schwanze hinlaufen und nach einander an den einzelnen Schwanzwirbeln inseriren. Wir beachten, dass überall die Muskelfasern mit nur ganz kurzer Sehne direkt vom Periost entspringen. Nach der Vertheilung des Ursprungs trennen wir diese kräftige Muskelmasse in drei Muskeln, die wir als Mm. pubo-caudalis, ilio-caudalis und sacro-caudalis benennen. Der Dreimuskelkomplex wird von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirt. Mit Enddarm und Urogenitalkanal ist er auf beiden Seiten durch Bindegewebe ziemlich locker verbunden. Lemur mongoz und macaco zeigen in so fern eine geringe Abweichung, als bei ihnen der in der Länge der Symphyse entspringende Theil des M. pubo-caudalis fehlt.

Bei Stenops und Arctocebus sehen wir auf den seitlichen Flächen von Rectum und Urogenitalkanal nur einen schwachen, flachen Muskel aufgelagert. Derselbe entspringt innerhalb des Beckens von einer breiten Aponeurose, die die Innenfläche der Beckenhöhle auf beiden Seiten bedeckt. Diese Aponeurose erscheint an dem Knochenring des Beckeneinganges befestigt. Sie geht aus vom horizontalen Schambeinast und der Linea arcuata interna des Darmbeines. Ein schmaler Spalt trennt sie in zwei Portionen, von denen die eine dem Schambein, die andere dem Darmbein zuzurechnen ist. Die Muskelfasern inseriren an den rudimentären Schwanzwirbeln zu beiden Seiten der Mittellinie. Lockeres Bindegewebe füllt den Raum zwischen den Muskelzügen und den Eingeweiden. Auch hier unterscheiden wir zwischen einem M. pubo-caudalis und ilio-caudalis. Von einem M. sacro-caudalis ließ sich keine Spur nachweisen.

Noch ein anderer Muskel, der von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirt wird, verdient unsere Beachtung. Er ist sehr kräftig bei den Lemuren und Otolicnus, ganz schwach bei den mit nur rudimentärem Schwanz ausgestatteten Prosimiern. Er ist paarig angelegt und entspringt auf jeder Seite an der Spina ischiadica und den angrenzenden Partien des dorsal aufsteigenden Sitzbeinastes. Unter fächerförmiger Ausbreitung ziehen von hier aus seine Fasern nach dem Schwanz hin und befestigen sich an den Querfortsätzen

der ersten fünf Schwanzwirbel. Wir bezeichnen ihn als M. spinoso-caudalis.

Bronn-Leche[1] beschreibt ebenfalls bei den Prosimiern unseren Dreimuskelkomplex. An demselben unterscheidet er wie wir einen M. ilio-coccygeus s. ilio-caudalis Bendz und einen M. pubo-coccygeus s. pubio-caudalis Bendz, von denen ersterer am dritten bis vierten, letzterer an den drei ersten Schwanzwirbelkörpern sich befestigt. Unser M. sacro-caudalis zerfällt bei Bronn-Leche in zwei Theile, den M. sacro-coccygeus s. flexorius caudae Bendz s. curvator coccygis und den M. infracoccygeus s. flexorius caudae internus Bendz. Ersterer, der lateral gelagert ist, soll von der Ventralfläche des Os sacrum und den ersten fünf Schwanzwirbeln, letzterer, medial gelegen, vom letzten Sacral- und den ersten fünf Schwanzwirbeln entspringen. Unser M. spinoso-caudalis wird von Bronn-Leche wie bei Katzen und Hunden auch bei den Prosimiern als M. ischio-coccygeus s. obliquus s. ischio-caudalis Bendz, s. flexor lateralis Coues s. coccygeus s. abductor coccygis hominis aufgeführt. Übereinstimmend mit unseren Befunden geht er aus von der Gegend der Spina ischiadica und inserirt an den Querfortsätzen der vier ersten Caudalwirbel.

Blum[2] hat einen »langgeschwänzten Halbaffen« untersucht. Bei diesem fand er die Mm. ilio-caudalis und pubo-caudalis mit einander verwachsen. Sie entspringen »von der Articulatio sacro-iliaca, der Fascie des M. psoas und dem Ramus horizontalis ossis pubis«. Blum beobachtete also an seinem Präparat nicht den längs der Symphyse entspringenden Theil des M. pubo-caudalis. Er lässt die vereinigten Muskeln in drei Sehnen endigen, die an den Hypophysenknochen des dritten bis fünften Schwanzwirbels inseriren. Blum's M. flexorius caudae lateralis und medianus bilden zusammen unseren M. sacro-caudalis. Der M. flexorius lateralis geht nach Blum aus von der Ventralfläche des Os sacrum und den ersten Schwanzwirbeln, der M. flexorius medianus aber »vom vierten Sacral- und den vordersten Schwanzwirbeln«.

Der M. coccygeus, unser M. spinoso-caudalis, soll an Blum's Präparat auf der einen Seite deutlich durch eine Spalte in zwei Portionen getrennt gewesen sein, auf der anderen sei diese Sonderung nur angedeutet gewesen. Die Fasern dieses Muskels inseriren »an der Ventralseite der Proc. transversarii der vier bis fünf ersten Steißbeinwirbel«.

Lartschneider[3] berichtet, dass er die Schwanzmuskulatur eines

[1] l. c. 2. pag. 752 ff. [2] l. c. 1. pag. 25—27. [3] l. c. 19. pag. 103, 104.

Halbaffen, nämlich von Resus nemertinus, untersucht hat. Er macht hierüber keine bestimmten Angaben, so dass wohl anzunehmen ist, dass seine Befunde mit den genau geschilderten Ergebnissen bei langgeschwänzten Affen übereinstimmen. Wir geben dieselben bei der Besprechung der letzteren ausführlich wieder und beschränken uns an dieser Stelle darauf, zu konstatiren, dass unsere Untersuchungen in der Hauptsache zu denselben Resultaten führten. Die Mittheilungen Blum's über seinen »langgeschwänzten Halbaffen« werden von Lartschneider einer scharfen Kritik unterzogen. Lartschneider kann eben so wenig wie ich die Angabe Blum's bestätigen, dass er den M. coccygeus »deutlich durch eine dreieckige Spalte in zwei Muskeln gespalten« fand.

Auch bei den weiblichen Prosimiern beobachten wir kräftig entwickelte glatte Muskeln in Verbindung mit Enddarm und Urogenitalkanal. Der M. caudo-rectalis löst sich innerhalb des Beckens vom Darm ab und inserirt in der Mittellinie des vierten bis fünften Schwanzwirbels. Paarig ist der M. retractor recti et vaginae. Derselbe entspringt am ersten bis zweiten Caudalwirbelkörper auf beiden Seiten der Medianlinie mit einer kurzen Sehne. Von hier aus durchzieht er in schräger Richtung das Becken und verläuft caudal- und zugleich ventralwärts. Er liegt den seitlichen Flächen des Rectum eng an und theilt sich hier in zwei Bündel. Das eine derselben löst sich auf in die glatte Muskulatur des Enddarmes, das andere durchquert den Zwischenraum zwischen Rectum und Urogenitalkanal und verliert sich in der Wandung der Scheide.

Das knöcherne Becken der männlichen Halbaffen weist im Vergleich zu dem der Weibchen nichts Bemerkenswerthes auf.

Die äußeren Lagerungsverhältnisse der männlichen Geschlechtsorgane und des Anus bieten bei den verschiedenen Formen Abweichungen dar. Bei den mit einem kräftigen Schwanz ausgestatteten Lemuren erscheint die caudale Körperfläche ziemlich breit. Die Analöffnung liegt ganz nahe neben der Schwanzwurzel, auf deren ventraler Seite. In der Umgebung des Anus finden sich vielfach sehr ausgedehnte, dunkel pigmentirte, wenig behaarte Faltenbildungen des Integuments. Der Rest der Caudalfläche erscheint leicht gewölbt, gleichmäßig behaart. Das Scrotum hängt an der Übergangsstelle von der caudalen zur ventralen Körperfläche herab. An dessen Wurzel, an der Bauchseite des Thieres, ragt in cranialer Richtung der relativ kurz erscheinende Penis aus dem Präputium hervor.

Die verschiedenen Arten von Stenops sind sämmtlich ausgezeichnet durch einen mehr oder weniger reducirten Schwanz. Meist ist derselbe bis auf einen kurzen, äußerlich kaum bemerkbaren Stummel geschwunden. Die Caudalfläche des Körpers erscheint entsprechend der Größe des Thieres ziemlich gering. An der Wurzel des Schwanzstummels öffnet sich der Enddarm nach außen. Nur durch einen schmalen Zwischenraum vom Anus getrennt, schließt sich in ventraler Richtung das Scrotum an, das bis nach der Ventralfläche des Körpers hinreicht. Ganz nahe an dessen Wurzel, auf der Bauchseite, findet sich der nur kurz erscheinende Penis in einem Präputium geborgen.

Bei Stenops wie bei den Lemuren ist die innere Topographie der Beckeneingeweide derart, dass der Enddarm nach der Dorsalseite, der Urogenitalkanal ventralwärts umgeschlagen ist. Das Rectum hängt mäßig weit aus dem Beckenausgang heraus und begleitet noch eine kurze Strecke weit den Schwanz in distaler Richtung. Auf beiden Seiten der Peniswurzel liegen die meist langgestreckten Hoden. Die Haut des Scrotum und des Dammes fixirt einen großen Theil des Penis an der Caudalfläche des Thieres. An der Bauchseite ist er nicht durch eine Hautfalte befestigt, sondern bleibt hier frei. Allerdings reicht er in cranialer Richtung nicht mehr weit über die Basis scroti hinaus.

Nur bei einem Vertreter männlicher Prosimier, nämlich bei Stenops potto, war ein ausgedehnter Hautmuskel der Dammgegend nachweisbar. In der Umgebung der Analöffnung finden sich nur ganz schwache ringförmige Muskelzüge, die Anschluss an die Haut besitzen und auf der anderen Seite in engster Verbindung stehen mit einem tiefer gelegenen Ringmuskel des Rectum. Nach Umgreifung des Anus setzt sich dieser sehr dürftige M. sphincter ani subcutaneus in ventraler Richtung fort und verschmilzt dann mit einem weit ausgedehnten Hautmuskel im Bereich der männlichen Geschlechtsorgane. Direkt unter der Haut des Scrotum, die gesammte Caudalfläche der beiden Hoden überkleidend, findet sich eine dichte flache Muskelschicht. Fasern aus dieser gelangen zum Anschluss an die integumentale Bedeckung des Penisschaftes und formiren einen breiten, flachen Ring um die Wurzel der männlichen Ruthe. Die gesammte Hautmuskelschicht des Hodensackes zieht von der Seite des Anus her in ventraler Richtung. An der Wurzel des Penis weichen die Bündel nach beiden Seiten aus einander, umgreifen den Schaft und durchkreuzen sich auf dessen Ventralseite.

Hier gehen nun aus der Kreuzungsstelle zwei schmale Muskelbänder hervor, die nach beiden Seiten divergiren und über die Bauchseite des Thieres cranialwärts verlaufen. Sie gehen ohne markirte Trennung in einen breiten Hautmuskel der Thorakalgegend über. Zwischen beiden bleibt dann ein ovales muskelfreies Feld, das in cranialer Richtung noch etwas über Nabelhöhe hinausragt. Wir unterscheiden demnach hier einen M. sphincter ani und Sphincter urogenitalis subcutaneus, die beide durch die Muskelbedeckung der Hoden in Verbindung stehen.

Auch hier gelang es nicht, über die Innervation des Muskels Sicheres festzustellen.

Bei Lemur coronatus zeigten sich innerhalb der bereits erwähnten mächtigen Hautfalten in der Umgebung des Anus spärliche Züge eines M. sphincter ani subcutaneus. Bei allen anderen von uns untersuchten Prosimiern gelang es nicht, eine Spur von subcutaner Muskulatur der Dammgegend aufzufinden.

Die Lemuren besitzen in der Umgebung des Enddarmes einen ziemlich kräftigen Ringmuskel. Derselbe bietet auf der Dorsalseite keinerlei Anzeichen einer Unterbrechung; eine Raphe ist nicht vorhanden, vielmehr gehen die Muskelbündel direkt in einander über. Das Verhalten des Muskels auf der Ventralseite ist nicht bei allen Lemuren gleich. Bei der Mehrzahl unserer Präparate gehen die Fasern nach Umgreifung des Enddarmes eine Durchkreuzung ein und setzen sich von hier aus als gerade Verbindungszüge in ventraler Richtung fort, um mit der Muskulatur des Urogenitalapparates sich zu verbinden. Einen derartigen Befund konstatirten wir bei zwei Exemplaren von Lemur catta und ferner bei Lemur varius. Allein Lemur coronatus macht davon eine Ausnahme. Der Schließmuskel des Afters erscheint hier vollständig ringförmig in sich geschlossen. Gerade Verbindungszüge sind nicht vorhanden, eben so wenig lässt sich eine Raphe nachweisen. Lockeres Bindegewebe füllt den Raum zwischen Dorsalseite des Muskels und Schwanzwurzel, straffe Züge dagegen stellen eine Verbindung mit der Muskulatur der männlichen Geschlechtsorgane her.

Bei Lemur catta konstatirten wir, dass dieser Muskel von außen her aus dem N. pudendus versorgt wird. Wir bezeichnen ihn als M. sphincter ani externus.

Zwei der von uns untersuchten Vertreter von Stenops gleichen bezüglich des After-Schließmuskels sehr dem Befund von Lemur coronatus. Der einzige Unterschied liegt darin, dass der Muskel bei

Stenops außerordentlich schwach erscheint. Er bildet einen vollständigen Muskelring, an dem sich keine Unterbrechung durch eine Raphe auffinden lässt. Gerade Verbindungszüge fehlen und straffes Bindegewebe verbindet den M. sphincter ani mit der Muskulatur des Urogenitaltractus. Der Schwanz von Stenops gracilis ist ganz besonders stark reducirt und äußerlich gar nicht mehr wahrnehmbar. Stenops potto dagegen zeichnet sich durch einen erheblich längeren Schwanz als Stenops tardigrada aus. Auch der M. sphincter ani externus von Stenops gracilis weist Besonderheiten auf. Er ist nämlich auf seiner Dorsalseite gespalten und jede Hälfte entspringt mit einer Sehne von den seitlichen Partien des Schwanzrudimentes. Die dorsale Fläche des Rectum liegt nun der Schwanzwurzel direkt an und kann durch Aktion des M. sphincter an diese angepresst werden. Auf der Ventralseite gehen auch bei Stenops gracilis die Fasern ohne trennende Raphe in einander über und besitzen keine Fortsetzung ventralwärts durch gerade Verbindungszüge, wohl aber durch straffes Bindegewebe.

Der Penis beginnt am Beckenausgang mit zwei weit divergirenden Crura. Diese sind auf jeder Seite am horizontalen Sitzbeinast befestigt durch einen kräftigen Muskel. Bezüglich dessen Gestaltung herrscht bei allen männlichen Prosimiern wesentliche Übereinstimmung. Sein Ursprung reicht am horizontalen Sitzbeinast ziemlich weit dorsalwärts, etwa bis zum Beginn des dorsalen Drittels dieser Knochenkante. Die von hier ausgehenden Fasern umgeben die Crura corporis cavernosi penis mit einer muskulös-sehnigen Hülle. Diese Ruthenschenkel liegen eine Strecke weit der horizontalen Sitzbeinkante auf, verlaufen also von ihrem Ursprung innerhalb des mittleren Drittels schräg ventral- und medianwärts bis nahe an die Symphyse heran. Hier biegen sie scharf nach der Mittellinie um und vereinigen sich mit einander und mit dem Corpus spongiosum zur Bildung des Penisschaftes.

Denselben Verlauf wie die Längsachse des Crus penis bieten auch die muskulösen Fasern von dessen Umhüllung. Letztere erscheint nämlich nur auf der caudalen Seite durch Muskelbündel, im Übrigen durch sehniges Gewebe gebildet. Wir benennen sie als M. ischio-cavernosus aus bereits vielfach erörterten Gründen. Deren Innervation von außen her aus dem N. pudendus wurde bei Lemur catta und coronatus, wie auch Stenops potto konstatirt.

Zu erwähnen ist noch eine eigenthümliche Beobachtung bei Lemur coronatus. Hier sahen wir nämlich aus dem M. ischio-cavernosus

der einen Seite einen Strang sich ablösen, der mit einem mächtigen Muskel auf der Dorsalseite der Ruthenwurzel verschmilzt.

Alle Lemuren und dessgleichen Stenops gracilis weisen noch einen zweiten paarigen Muskel auf, der vom Sitzbein zu den Geschlechtsorganen zieht. Er entspringt im ventralen Drittel des horizontalen Sitzbeinrandes und erscheint überlagert durch das an der Sitzbeinkante hinziehende Crus penis. Mit dessen aponeurotischer Bedeckung, die, wie wir sahen, die Endsehne des M. ischio-cavernosus bildet, steht der kleine schmale Muskel ebenfalls in Verbindung. Er besitzt demnach Beziehungen zu der cranialen Fläche des Crus penis. Dieses selbst trennt den Muskel von dem Muskelband des Ischio-cavernosus, das auf der caudalen Fläche des Crus sich hinzieht. Die beiden schmalen Muskelstränge verlaufen von ihrer Ursprungsstelle in fast völlig medianer Richtung. Sie treten von beiden Seiten her an eine gemeinsame Endsehne heran. Diese letztere liegt auf der ventralen Seite der Harnröhre, da wo dieselbe vom membranösen in den cavernösen Theil übergeht. Die Endsehne ist mit der Muskelumhüllung der Harnröhre fest verbunden und besitzt auf der anderen Seite innige Beziehungen zu den Venen des Penis.

Auf der ventralen Seite des Penis ziehen Venen herab in die Beckenhöhle hinein. Diese senken sich in die gemeinsame Endsehne der beiden Muskelchen ein, verbinden sich fest mit derselben und treten dann durch dieselbe hindurch in das Becken ein.

Wir belegen dieses paarige Muskelgebilde mit dem Namen M. ischio-urethralis (Ellenberger-Baum).

Wegen der Kleinheit der Verhältnisse ließ sich ohne Injektionspräparate bei Stenops gracilis die Verbindung der Venen des Penis mit der Endsehne der Mm. ischio-urethrales nicht feststellen. Bei Stenops tardigrada und potto gelang es überhaupt nicht, den Muskel nachzuweisen.

Am Anfangstheil des Penis, auf dessen Dorsalseite, findet sich ein mächtiger Muskel aufgelagert. Derselbe bedeckt hauptsächlich den Bulbus des Corpus spongiosum, fernerhin aber auch einen Theil des Penisschaftes. Er liegt zwischen den Ansatzstellen der beiden Mm. ischio-cavernosi, reicht aber noch etwas weiter nach der Glans penis hin als diese. Der Muskel ist paarig angelegt und besitzt bei allen männlichen Prosimiern dieselbe Ausdehnung, nur in der Richtung des Faserverlaufes bestehen Unterschiede zwischen den Vertretern von Lemur und Stenops.

Das Ursprungsgebiet des Muskels beginnt auf jeder Seite nahe

der Mittellinie, wenig cranialwärts von der Insertion der Mm. ischiocavernosi. Von hier aus verfolgt die Ursprungslinie eine Richtung schräg lateral- und cranialwärts, also nach der Beckenhöhle hinein. Sie reicht hinab bis auf die seitlichen Theile des Bulbus corporis spongiosi. Die in der Ausdehnung dieser Linie entspringenden Fasern verlaufen theils medianwärts, nach der Mittellinie hin, theils cranialwärts, parallel der Längsachse des Penis, nach der Beckenhöhle hinein. Zwischen diesen beiden extremen Verlaufsrichtungen bestehen zahlreiche Übergangsstufen. Sämmtliche Fasern endigen von beiden Seiten her an einem schmalen Bindegewebsstreifen, der in der Mittellinie auf der Dorsalfläche der Peniswurzel liegt, somit eine Raphebildung darstellt. Bei Stenops entspricht dieser Sehnenstreif an Länge nur dem dritten Theil der ganzen Muskellänge und liegt nur auf dem Bulbus corporis spongiosi. Dem entsprechend herrscht im Faserverlauf die longitudinale Richtung vor. Bei den Lemuren dagegen ist die Raphe fast eben so lang wie die Ursprungslinie des Muskels. In Folge dessen zeigen die Muskelbündel weit überwiegend quere Verlaufsrichtung.

So weit überhaupt gerade Verbindungszüge vorhanden sind, stehen sie mit diesem Muskel am Anfangstheil des Penis in Verbindung. Zum Theil senken sie sich in denselben ein, zum Theil gewinnen sie direkt Anschluss an die mediane Raphe. Beide Hälften des Muskels zusammen bilden um den Urogenitalkanal einen muskulösen Halbring. Derselbe wird zu einem vollständigen Ring geschlossen durch die aponeurotische Bedeckung der beiden seitlichen und der ventralen Fläche des Penis, von welcher ja die Muskelfasern entspringen. Desshalb benennen wir den Muskel als M. sphincter urogenitalis externus, und zwar als dessen oberflächliche Schicht. Eine tiefe Ringmuskelschicht um den Urogenitalkanal zeigen nur die Lemuren in kräftiger Ausbildung. Sie wird dargestellt durch cirkuläre Touren, die in ihrem ganzen Umfang muskulös die Pars membranacea urethrae bis nach der Prostata hin in ihrer ganzen Länge umgeben. In der Nähe der Prostata wird eine Umordnung der Fasern aus der cirkulären in schräge und auch longitudinale, der Längsachse der Harnröhre parallele Verlaufsrichtung beobachtet.

Bei allen untersuchten Arten von Stenops ist die Pars membranacea der Harnröhre außerordentlich kurz. Desshalb finden sich hier auch nur wenige in wechselnder Richtung angeordnete Muskelzüge. Stenops ist ausgezeichnet durch den Besitz zweier außer-

ordentlich voluminöser Cowper'scher Drüsen, einer ebenfalls sehr großen Prostata und zweier langgestreckter Samenblasen. Besonders stark entwickelt erschienen diese beiden Organe bei Stenops potto. Hier ist der am meisten caudal liegende Theil der bis zum Beckenausgang hinreichenden mächtigen Cowper'schen Drüsen von einer dünnen Muskelschicht bedeckt. Einzelne Fasern derselben befestigen sich auf beiden Seiten am horizontalen Sitzbeinrand.

Unter allen übrigen männlichen Prosimiern fand ich nur bei Lemur coronatus ein Paar relativ kleiner Cowper'scher Drüsen deutlich hervortretend. Sie liegen am Beckenausgang nahe dem Bulbus corporis spongiosi und münden in den Anfang des cavernösen Theiles der Harnröhre ein. Sie sind von einer dünnen selbständigen Muskelkapsel umgeben.

Wie bei den weiblichen so ist auch bei den männlichen Halbaffen ein von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirter Dreimuskelkomplex vorhanden. Der M. pubo-caudalis sämmtlicher männlicher Lemuren beschränkt seinen Ursprung nicht auf den horizontalen Schambeinast, sondern erstreckt sich stets auch am absteigenden Schambeinast entlang in der ganzen Ausdehnung der Symphyse. Stenops potto hat von allen Vertretern des Genus Stenops den am kräftigsten entwickelten Schwanz. Bei ihm finden wir einen M. pubo-caudalis und sacro-caudalis in mittlerer Ausbildung, der M. ilio-caudalis fehlt. Auch Stenops tardigrada besitzt einen M. pubo-caudalis und sacro-caudalis, beide jedoch sehr viel schwächer als Stenops potto. Sie enden gemeinsam an einer Sehne, die sich an der Seite des Schwanzrudimentes befestigt. Am stärksten verkümmert ist der Schwanz von Stenops gracilis. Hier gelang es uns nicht, eine Spur des Dreimuskelkomplexes nachzuweisen.

Eben so fehlt bei der letztgenannten Form der M. spinoso-caudalis. Derselbe bietet bei den übrigen männlichen Prosimiern dasselbe Verhalten dar wie bei den weiblichen und bedarf desshalb keiner besonderen Beschreibung.

Ein Gleiches gilt von dem glatten M. caudo-rectalis. Bemerkenswerth ist, dass wir bei sämmtlichen männlichen Lemuren vergebens nach einem paarigen glatten Muskel suchten, der, von der Ventralfläche der ersten Schwanzwirbel ausgehend, zu Urogenitalkanal und Enddarm in Beziehung tritt. Dagegen beobachteten wir bei Stenops potto und tardigrada einen schwachen, paarigen M. retractor recti, der dieselbe Anordnung zeigt wie bei den weiblichen

Thieren. Nur vermissen wir auch hier den zum Urogenitalkanal sich begebenden Muskelstreifen.

An Stelle eines M. retractor penis verfügen dagegen die männlichen Prosimier über einen glatten M. levator penis, der ebenfalls paarig auftritt. Er entspringt vom Crus penis, da wo dasselbe scharf nach der Mittellinie umbiegt, um sich mit dem der anderen Seite zur Bildung des Penisschaftes zu vereinigen. Einzelne Fasern scheinen auch am horizontalen Sitzbeinast angeheftet zu sein. Von dieser Ursprungsstelle laufen die beiden Muskeln auf der ventralen Fläche des Penis hin, konvergiren mit einander und endigen an der Penisaponeurose nahe der Glans. In kräftigster Ausbildung fand sich dieser Muskel bei Lemur coronatus. Er erscheint nicht immer als ein geschlossener Muskelbauch, sondern ist zuweilen in einzelne Fibrillenzüge gespalten, wie wir bei Lemur catta und Stenops potto beobachteten. Der M. levator penis weist im Genus Stenops eine mehr laterale Lagerung am Penisschafte auf.

Vergleichung und Ergebnisse.

Aus unseren Betrachtungen über die Perinealmuskulatur der Carnivoren haben wir die Überzeugung gewonnen, dass die Lagebeziehungen zwischen Enddarm und Urogenitalkanal einerseits, der Grad der Entwicklung von Schwellkörpern andererseits die wesentlichsten Faktoren für die Gestaltung der Dammmuskeln sind. Daraus ziehen wir den Schluss, dass die Beachtung dieser Verhältnisse uns einen wichtigen Fingerzeig für die Beurtheilung dieser Muskelgruppe auch bei anderen Thieren geben wird. Betrachten wir von diesem Gesichtspunkte aus die weiblichen Prosimier, so finden wir, dass sie in dieser Hinsicht zwischen die weiblichen Feliden und weiblichen Caniden zu stellen sind. Die Schwellkörper in der ventralen Wand der Kloake sind bei ihnen etwas stärker entwickelt als bei den weiblichen Katzen, wesentlich geringer jedoch als die der weiblichen Hunde. Enddarm und Urogenitalkanal der Prosimier liegen nicht mehr nahe bei einander wie bei den weiblichen Katzen, erscheinen aber auch nicht so stark getrennt wie bei den Hündinnen. Nähere Beziehungen zu den Feliden ergeben sich auch daraus, dass das Rectum der Prosimier wie bei ersteren weit aus dem Beckenausgang heraushängt, während dasselbe bei den Hündinnen viel kürzer sich darstellt.

Wir ziehen daraus den Schluss, dass wir zur Erklärung der

Befunde bei weiblichen Prosimiern zunächst von den weiblichen Katzen unseren Ausgang nehmen müssen.

Das Beckengerüst der Prosimier ist in drei wesentlichen Punkten von dem der Carnivoren verschieden. Einmal wird die mediane Symphyse allein von den absteigenden Schambeinästen gebildet und die ventral aufsteigenden Sitzbeinäste nehmen nicht daran Theil. Fernerhin ist der bei den Carnivoren deutliche Winkel zwischen einem horizontalen und ventral aufsteigenden Sitzbeinast bei den Prosimiern verschwunden und diese beiden Theile stellen eine geradlinige ununterbrochene Knochenleiste dar. Endlich erscheint der Beckenausgang der Prosimier gegenüber dem der Carnivoren in transversaler Richtung verengt durch Verschiebung der beiden Sitzbeine nach der Mittellinie hin.

Stenops und Arctocebus weisen außerdem noch eine specielle Besonderheit darin auf, dass sie nur einen ganz kurzen, stummelförmigen Schwanz besitzen, während die Lemuren und Otolicnus eben so wie die von uns untersuchten Carnivoren langgeschwänzt sind.

Offenbar war bei den Vorfahren der weiblichen Prosimier ein M. sphincter cloacae subcutaneus vorhanden eben so wie bei den weiblichen Feliden. Einzelne Vertreter dieser letzteren zeigten bereits eine beginnende Rückbildung dieser Hautmuskulatur.

Da Anus und Vulva bei den Prosimiern von einander sich entfernten, trennten sich auch die ursprünglich gemeinsamen Ringfaserzüge um Geschlechts- und Analöffnung. So entstand ein gesonderter M. sphincter ani und sphincter urogenitalis subcutaneus. Der erstere ist überall stark reducirt und zeigt nur noch bei Arctocebus Reste einer ursprünglichen Ausdehnung bis zur Haut des Schwanzes. Dessgleichen weist auch der M. sphincter urogenitalis subcutaneus von Arctocebus calabarensis noch die primitivsten Verhältnisse auf, da von ihm aus ein paariger, nach beiden Seiten divergirender Muskelstrang über die Bauchfläche des Thieres bis zum Nabel sich erstreckt. Zwischen beiden liegt ein ovales, muskelfreies Feld an der Unterbauchgegend. Bis zur Ventralseite des Thierkörpers sich ausdehnende Fasern aus dem M. sphincter urogenitalis subcutaneus beobachteten wir auch bei einem Exemplar von Stenops tardigrada, sowie von Otolicnus crassicaudata, wenn auch in viel geringerem Grade. Bei allen übrigen Prosimiern bestand der Hautmuskel der Vulva nur aus wenigen schwachen Ringfasern.

Da wir nicht annehmen können, dass die Prosimier aus den Carnivoren sich entwickelt haben, so kann es uns auch nicht be-

fremden, dass in der Dammmuskulatur dieser beiden Thiergruppen sich Unterschiede finden, die ein Hindernis bilden, die einen Befunde direkt von den anderen aus abzuleiten. Die starke Entfaltung der Analdrüsen halten wir für eine specielle Eigenthümlichkeit der Carnivoren. Da die Prosimier keine ähnlichen Bildungen aufweisen, so müssen wir dieselben an ein Stadium in der Entwicklung der Dammmuskulatur anschließen, das keine Analdrüsen besitzt, den weiblichen Feliden also vorangeht. Ein solches schilderten wir bezüglich der aus dem N. pudendus innervirten Muskulatur folgendermaßen: Enddarm und Urogenitalkanal sind vollständig von einander gesondert, liegen aber noch nahe neben einander. Sie werden gemeinsam umschlossen von einem ringförmigen M. sphincter cloacae externus. Einzelne Bündel desselben haben sich getrennt und bilden besondere Ringe um je Rectum und Urogenitalsinus allein. Der gemeinsame Schließmuskel hat auf jeder Seite mit einigen Muskelfasern Befestigung an der ventralen knöchernen Beckenbegrenzung, den Knochenleisten der Sitzbeine, gewonnen. Die Gestalt des Ringmuskels in diesem Stadium giebt Textfig. 6 pag. 499 wieder. Von hier aus gelangen wir durch die fortgeschrittene Entfernung zwischen den beiden Ausführungsgängen auf die bereits erörterte Weise zu den Typen der Textfiguren 7 und 8 pag. 502. Letztere führt in der einen Richtung zu den weiblichen Hunden, die sich durch starke Entwicklung der Schwellkörper und Verlängerung des Urogenitalkanales auszeichnen, in der anderen Richtung zu den weiblichen Prosimiern, bei denen nur geringe Schwellkörper vorhanden sind. Denken wir uns die Muskelfasern der geraden Verbindungszüge durch straffes, sehniges Gewebe ersetzt, und eben so den muskulösen Theil des Ringmuskels der Vulva auf deren Ventralseite, so sehen wir den Befund des M. sphincter ani und des oberflächlichen Sphincter urogenitalis externus der weiblichen Prosimier vor uns.

Der tiefe M. sphincter urogenitalis externus der Prosimier gleicht dem eben so benannten Muskel der weiblichen Feliden. Nur ist er bei ersteren relativ viel schwächer und nur bei Arctocebus calabarensis und Lemur catta leidlich kräftig ausgebildet.

Der M. ischio-cavernosus der weiblichen Prosimier entstand eben so wie der der Hündinnen dadurch, dass die Crura des Corpus cavernosum clitoridis in die Verbindungsfasern zwischen M. sphincter cloacae und Sitzbein sich einstülpten und durch diese eine Muskelumhüllung erhielten. Da die Sitzbeinäste der Prosimier stärker der Mittellinie genähert sind als die der Carnivoren, überwiegt im schrägen

Faserverlauf des M. ischio-cavernosus der ersteren die ventrale Richtung über die mediane, während bei den letzteren das Umgekehrte der Fall ist.

Wir sahen, dass bei den weiblichen Hunden die primitiven Mm. ischio-cavernosi der weiblichen Katzen nicht ganz zur Muskelumhüllung der Crura clitoridis verbraucht werden, sondern ein Rest derselben im ursprünglichen Verhalten als M. ischio-urethralis auf jeder Seite bestehen bleibt. Wahrscheinlich war ein Gleiches auch bei den Prosimiern Anfangs der Fall. Da aber der Raum des Beckenausganges durch die transversale Verengerung erheblich beschränkt wurde und der Urogenitalkanal der Prosimier geradezu in den Symphysenwinkel eingekeilt erscheint, so mögen hier die Mm. ischio-urethrales in ihrer Funktion durch die Mm. ischio-cavernosi ersetzt und so allmählich ganz verschwunden sein. Wenigstens konnten wir nur bei Lemur mongoz einen sehr schwachen paarigen M. ischio-urethralis nachweisen.

Der Dreimuskelkomplex der Prosimier ist dem der Carnivoren sehr ähnlich. Er zeigt in so fern eine weitere Beschränkung seiner Ausdehnung, als er nunmehr nur noch vom absteigenden Schambeinast, gar nicht von Theilen des Sitzbeines entspringt, da letzteres von der Bildung der Symphyse ausgeschlossen ist. Statt eines M. ischio-pubo-caudalis finden wir nur noch einen M. pubo-caudalis. Die am weitesten median gelegenen Partien des Dreimuskelkomplexes sind auch bei den Prosimiern nur locker mit Enddarm und Urogenitalkanal verbunden. Der Charakter als reiner Schwanzmuskel bleibt wie bei den Carnivoren bestehen und kommt dadurch noch besonders zum Ausdruck, dass Verkümmerung des Schwanzes mit Reduktionserscheinungen des Dreimuskelkomplexes einhergeht. In diesem Sinne fassen wir unsere Beobachtungen bei Arctocebus und Stenops auf. Hier fehlt der M. sacro-caudalis vollständig, dessgleichen die längs der Symphyse entspringende Partie des M. pubo-caudalis. Ferner ist ein großer Theil der Muskelfasern am M. pubo-caudalis und ilio-caudalis geschwunden und durch eine breite Ursprungssehne ersetzt worden.

Auch der M. spinoso-caudalis der geschwänzten Prosimier verhält sich eben so wie der der Carnivoren. Dagegen erscheint er bedeutend verkümmert bei den mit nur kurzem stummelförmigen Schwanz ausgestatteten Species.

Die glatte Muskulatur der Dammgegend ist bei den weiblichen

Prosimiern in keinem wesentlichen Punkte von den entsprechenden Bildungen der weiblichen Hunde verschieden.

Die Dammmuskulatur der männlichen Prosimier bietet trotz mancher kleinerer Unterschiede in großen Zügen doch übereinstimmende Verhältnisse dar, und diese wieder stehen in völligem Einklang mit den bei männlichen Carnivoren beobachteten Befunden. Desshalb gilt für die Entwicklung der Dammmuskeln der Prosimier im Allgemeinen dasselbe wie für die Carnivoren. Im Speciellen ergeben sich einzelne Verschiedenheiten, die ohne große Schwierigkeiten verständlich erscheinen. Die Anordnung der Dammmuskulatur beider Familien ist von einem gemeinsamen Grundtypus abzuleiten, von dem aus sie sich nach verschiedenen Richtungen, aber gar nicht weit, entfernten. Die aufgefundenen Differenzen sind nur ganz unbedeutender, durchaus nicht eingreifender Natur.

Wie bei den Carnivoren, so hängt auch bei den Prosimiern der Enddarm mäßig weit aus dem Beckenausgang heraus und liegt der Schwanzwurzel eng an, während der Urogenitalkanal nach der Bauchseite sich hinwendet. Das Becken der männlichen Prosimier ist von dem der Carnivoren eben so unterschieden wie das der Weibchen und gilt auch hierfür die früher gegebene Darlegung. Der Penis männlicher Caniden ist durch eine Hautfalte in ausgedehnter Weise am Abdomen befestigt, weniger an dieser Stelle fixirt erscheint der Penis der Prosimier, während wir ihn bei Feliden ganz an der Caudalfläche des Thieres fanden. Mit diesen Lagerungsverschiedenheiten müssen wir mancherlei kleine Differenzen in der Gestaltung der Muskulatur in Zusammenhang bringen.

Wir sahen schon gelegentlich der Besprechung weiblicher Prosimier, dass hier die subcutane Muskulatur im Vergleich zu den Carnivoren bedeutende Reduktion erfahren hat. Dasselbe Bestreben finden wir auch bei den männlichen Prosimiern wieder. Hier besitzt allein Stenops potto eine kräftige Hautmuskelschicht, Lemur coronatus nur noch Spuren eines M. sphincter ani subcutaneus. Alle übrigen Formen dagegen weisen gar keine subcutanen Muskelzüge mehr auf. Die Verhältnisse bei Stenops potto sind aber vollständig andere als bei den jungen männlichen Carnivoren, die eine ausgedehntere Hautmuskelschicht der Dammgegend besitzen. Am nächsten vergleichbar sind die Befunde von Stenops potto und Felis pardus ♂. Die Ringfaserzüge in der Umgebung des Anus besitzt Stenops in geringerer Ausbildung als der Leopard. Bei beiden Formen aber setzt sich der M. sphincter ani subcutaneus in ventraler

Richtung fort in eine muskulöse Schicht, die der Haut des Scrotum angehört und die Hoden bedeckt. Während nun bei Felis pardus ♂ der Hautmuskel des Hodensackes zu beiden Seiten des Penis in das Integument ausstrahlt, umgreifen seine Fasern bei Stenops potto die Wurzel des Penis vollständig, durchkreuzen sich auf dessen ventraler Seite und setzen sich von hier aus cranialwärts fort in zwei gesonderten Strängen. Diese divergiren nach beiden Seiten, lassen am Bauch ein ovales muskelfreies Feld zwischen sich und verschmelzen cranial vom Nabel mit einem Hautmuskel des Thorax. An ihrer Stelle beobachteten wir bei Felis pardus die Mm. praeputioabdominales, die offenbar mit diesen Strängen homologe, in anderer Richtung differenzirte Bildungen darstellen. Stenops potto hat offenbar ein primitiveres Verhalten bewahrt, da wir hier zwei mit einander noch in Verbindung stehende vollständige Sphincteren für Anus und Urogenitalkanal finden, deren ursprünglicher Zusammenhang mit der subcutanen Rumpfmuskulatur erhalten geblieben ist. Die zwischen beiden Sphincteren liegenden Verbindungszüge haben durch ihre Beziehungen zum Scrotum eine stärkere Ausbildung erfahren. Die Unterschiede in der perinealen Hautmuskulatur von Stenops potto und Felis pardus müssen wir zurückführen auf die verschiedenartige Lagerung des Penis bei beiden Formen.

Der M. sphincter ani externus männlicher Prosimier ist eben so wenig wie der der weiblichen hervorgewölbt durch Analdrüsen. Das Fehlen dieser Gebilde und des zugehörigen Compressormuskels ist wohl weniger als Reduktionserscheinung aufzufassen, sondern vielmehr dahin zu erklären, dass Carnivoren sowohl wie Prosimier von Voreltern mit geringer entwickelten Analdrüsen abstammen. Bei Lemur catta und varius steht der M. sphincter ani externus eben so wie bei allen männlichen Carnivoren durch gerade Verbindungszüge in Verbindung mit dem oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus. Diese verbindenden Muskelfasern, die die Zusammengehörigkeit beider Muskeln beweisen, waren jedenfalls ursprünglich auch bei allen anderen männlichen Prosimiern vorhanden, sind aber hier wie auch bei den Weibchen durch straffe, sehnige Fasern ersetzt worden. Dass der M. sphincter ani externus von Stenops gracilis keinen vollständigen Ring bildet, sondern von den Seiten des Schwanzstummels entspringt, kann uns in unserer Auffassung nicht beirren. Wir erklären uns diese Erscheinung durch die hochgradige Verkümmerung des Schwanzes und die dadurch hervorgerufene Verengerung des Beckenausgangs. In Folge letzterer lagert der Ringmuskel

stets innig dem Schwanzrudiment an und tritt allmählich mit diesem in Verbindung.

Der oberflächliche M. sphincter urogenitalis externus bietet bei den Prosimiern dieselben Verschiedenheiten dar wie bei den Carnivoren. Er steht bei Stenops auf demselben primitiveren Grade der Ausbildung wie bei den Feliden, während bei den Lemuren die Entwicklung der medianen Raphe weiter vorgeschritten ist, in derselben Weise wie bei den männlichen Hunden.

Die tiefe Schicht des M. sphincter urogenitalis externus der Lemuren verhält sich eben so wie der gleichbenannte Muskel männlicher Carnivoren. Die Pars membranacea urethrae von Stenops ist nur sehr kurz, dem entsprechend ist auch deren Muskulatur nur wenig entfaltet. Bei Stenops potto sind von der Ringmuskelschicht der Harnröhre auch noch Fasern auf die sehr voluminösen COWPER-schen Drüsen übergetreten. Da durch die starke Entwicklung der letzteren der Raum des Beckenausgangs erheblich verengt wurde, kommen die Drüsen auf beiden Seiten mit den Sitzbeinästen in Berührung und Theile der Muskelumhüllung gewinnen hier Befestigung. Der M. compressor glandulae Cowperi, den wir außerdem allein bei Lemur coronatus beobachteten, ist in derselben Weise abzuleiten wie die analoge Bildung männlicher Feliden. Einen M. ischio-cavernosus besitzen die männlichen Prosimier eben so wie die Carnivoren in Form einer muskulös-sehnigen Umhüllung der Crura penis. Ein Unterschied zwischen beiden Familien tritt in dem Ursprung dieses Muskels zu Tage. Ohne sehr genaue Kenntnis der allmählichen Umbildungen des Beckens, die wir im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht erlangen konnten, ist es schwierig zu entscheiden, welcher Punkt an der Sitzbeinleiste der Prosimier dem Winkel zwischen horizontalem und ventral aufsteigendem Sitzbeinast der Carnivoren entspricht.

Der Dreimuskelkomplex auch der männlichen Prosimier ist ein reiner Schwanzmuskel, der entsprechend der Rückbildung dieses Körpertheiles auch selbst an Umfang abnimmt, wie wir an den verschiedenen Vertretern von Stenops konstatirten. Wir sahen hier, dass zuerst der M. ilio-caudalis verschwindet wie bei Stenops potto und tardigrada, während bei Stenops gracilis der ganze Komplex verschwunden ist. Aus demselben Grunde fehlt Stenops gracilis auch der M. spinoso-caudalis.

Als interessante Thatsache, die erst im weiteren Verlauf unserer Betrachtungen besondere Bedeutung erlangen wird, ist zu notiren,

dass in einem Fall bei Lemur coronatus ein als M. ischio-bulbosus Cuvier zu bezeichnendes Muskelbündel vom Bauch des M. ischio-cavernosus sich losgelöst hat, um mit dem oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus zu verschmelzen. Ein M. ischio-urethralis ist bei männlichen Prosimiern noch häufiger vorhanden wie bei den Weibchen und fehlte nur bei unseren Exemplaren von Stenops tardigrada und potto. Seine Form, sowie seine genetische Ableitung entspricht den bei den Carnivoren gegebenen Darlegungen.

Ein glatter M. retractor penis, wie wir ihn bei den männlichen Carnivoren fanden, fehlt den Prosimiern. Statt dessen besitzen sie auf der Ventralseite des Penis einen glatten M. levator penis, der nicht immer einen abgerundeten Muskelbauch darstellt, sondern bisweilen durch mehrere getrennte Stränge dargestellt ist. Wir können sein Auftreten nur verstehen durch Annahme stärkerer funktioneller Inanspruchnahme von glatten Muskelzügen, die in der Bedeckung des Penis vorhanden sind. Sein Vorkommen bei den Prosimiern sowie das Fehlen des M. retractor penis sind ebenfalls in Zusammenhang zu bringen mit der verschiedenartigen Lagerung des Penis bei Halbaffen und Carnivoren.

Einen glatten unpaaren M. caudo-rectalis besitzen männliche Prosimier in derselben Gestalt wie die Carnivoren. Dagegen ist ein glatter paariger M. retractor recti nur Stenops potto und tardigrada erhalten geblieben.

Arctopitheci.

Befunde.

Übersicht der untersuchten Species.

Midas oedipus ♀ 1,

Midas catulus ♂ 1,

Hapale albicollis ♀ 1,

Hapale penicillata ♂ 3.

Die beigefügten Zahlen bezeichnen die Anzahl der von jeder Species untersuchten Exemplare.

Wie es bisher immer geschehen, so beginnen wir auch hier mit der Beschreibung der weiblichen Arctopitheken, deren Befunde als die bei Weitem einfacheren und leichter verständlichen erscheinen. Das Becken der Krallaffen besitzt eine breite Schambeinsymphyse, die gebildet wird von den relativ langen absteigenden Schambeinästen. An das caudale Ende der Symphyse treten die ventral aufsteigenden Sitzbeinäste in stumpfem Winkel heran. Eine Trennung

zwischen ventral aufsteigendem und horizontalem Sitzbeinast ist nicht sichtbar. Beide zusammen bilden eine gestreckte, annähernd geradlinige Knochenleiste, die an ihrem dorsalen Ende abgeschlossen wird durch einen mäßigen Knochenwulst, das Tuber ossis ischii. Die dorsal aufsteigenden Sitzbeinäste tragen an ihrem cranialen Ende einen kleinen dorsal gerichteten Vorsprung, die Spina ischiadica. Der Schambogen, der von den beiden Knochenleisten der ventral aufsteigenden und horizontalen Sitzbeinäste begrenzt wird, ist ziemlich flach. Bei der Ansicht vom Schwanze her sehen wir den Beckenausgang in transversaler Richtung mäßig verengt, die Sitzbeinäste etwas nach der Mittellinie hin verschoben. Bei allen Formen ist der Schwanz außerordentlich lang und kräftig, stets länger als der Körper des Thieres.

Unsere Präparate waren in Alkohol konservirt und befanden sich in gutem Erhaltungszustand. In den hauptsächlichsten Punkten stimmen Midas und Hapale überein, wenn auch im Speciellen mancherlei erwähnenswerthe Unterschiede zu Tage treten.

Bezüglich der äußeren Gestaltung der Dammgegend der Weibchen ist Folgendes zu bemerken. Entsprechend dem Beckenausgang sehen wir die Caudalseite des Thieres ventral begrenzt durch die Leisten der Sitzbeine und die Symphyse, dorsal durch den Schwanz und die von beiden Seiten an ihn herantretenden Muskeln. Die caudale Fläche erscheint leicht gewölbt und ist dicht behaart. Annähernd im Centrum derselben öffnet sich der Enddarm nach außen. Er ist durch einen Zwischenraum getrennt von der Schwanzwurzel, aber nur sehr wenig entfernt von der durch einen langen Schlitz repräsentirten Genitalöffnung. Diese letztere liegt im Arcus pubis am Übergang von der caudalen zur ventralen Fläche des Thierkörpers.

Innerhalb des Beckens verlaufen Enddarm und Urogenitalkanal nahe neben einander. Das Rectum hängt nur wenig aus dem Beckenausgang heraus und ist weder dorsal- noch ventralwärts hin umgeschlagen. Das Endstück des Urogenitalkanals ist dagegen länger als das des Enddarmes und wendet sich am Beckenausgang nach der Bauchseite hin, wobei es in den Arcus pubis zu liegen kommt. Es ist hervorzuheben, dass diese ventrale Umbiegung des Urogenitalkanals bei weiblichen Arctopitheken nur eine ganz geringgradige ist, so dass trotzdem die Außenmündungen der Eingeweide recht nahe bei einander liegen.

In der Cirkumferenz von Anus und Vulva findet sich ein an-

sehnlicher quergestreifter Muskel, der mit einem großen Theil seiner Bündel beide zusammen umschließt. Ein anderer Theil von Fasern schlingt sich je um Rectum und Urogenitalkanal allein, wie wir bei Midas oedipus in besonders ausgiebigem Maße beobachten. Der gemeinsame Ring um Anus und Vulva besteht bei Midas vollständig aus muskulösen Elementen; statt deren findet sich bei Hapale albicollis auf der Ventralseite des Urogenitalkanals eine Aponeurose. An dieser endigen die von den beiden lateralen Flächen herkommenden Muskelzüge, und wird auf diese Weise der Ring vervollständigt. Der Muskel ist nach außen hin auf allen Seiten von lockerem Binde- und Fettgewebe umgeben. Auf seiner Dorsalseite lässt sich an unseren Präparaten keine Raphe nachweisen.

Die am meisten caudal liegenden Partien des eben geschilderten Ringmuskels stehen in inniger Verbindung mit spärlichen Muskelfasern, die direkt unter der Haut liegen und an dieser Ursprung und Ansatz finden. Auch diese dürftigen Muskelgebilde formiren im Wesentlichen einen Ring um Anal- und Geschlechtsöffnung gemeinsam, stellenweise auch um jede dieser Mündungen allein.

Trotzdem eine Kloake bei den Arctopitheken nicht vorhanden ist, bezeichnen wir den Muskel als M. sphincter cloacae, um das reichliche Vorhandensein gemeinsamer Muskelfasern um Enddarm und Urogenitalsinus zugleich hervorzuheben.

Wir trennen diesen Ringmuskel in zwei Theile, von denen der eine die geringen subcutanen Bündel, der andere die kräftigen tiefer gelegenen Partien umfasst. Danach ergiebt sich für die beiden gesonderten Muskeln die Benennung als M. sphincter cloacae subcutaneus und M. sphincter cloacae externus. Letzterer wird außerdem noch gegenübergestellt einem als »internus« charakterisirten Muskel, der aus glatten Elementen sich zusammensetzt und von uns nicht näher verfolgt wurde.

Im Bereich des Urogenitalsinus erstrecken sich vom M. sphincter cloacae externus und besonders von denjenigen Theilen desselben, die einen gesonderten Muskelring um die Vulva bilden, Fasern noch weiter cranialwärts nach dem Beckeninnern hinein. Auch diese besitzen cirkuläre Anordnung und stellen sich dar als ein schmaler, schwacher Muskelring um Scheide und Harnröhre. Wir geben auch dieser Muskelbildung eine gesonderte Benennung als M. sphincter urogenitalis externus.

Die Clitoris und dem entsprechend auch das Corpus cavernosum clitoridis der weiblichen Arctopitheken sind ziemlich schwach ent-

wickelt. Das letztere beginnt mit zwei divergirenden Crura, die durch eine kräftige muskulös-sehnige Bedeckung fast an der ganzen Länge der Sitzbeinleisten auf jeder Seite befestigt sind. Das Crus beginnt wenig ventral vom Tuber ossis ischii und liegt von da an auf der Kante des Sitzbeines im Arcus pubis bis nahe zur Symphyse. In derselben Richtung verlaufen auch die Fasern der Muskelkapsel. Ganz nahe der Symphyse machen beide Crura eine scharfe Biegung nach der Mittellinie hin und vereinigen sich daselbst zur Bildung des Corpus cavernosum clitoridis. Bei Midas oedipus verschmelzen die das Crus einhüllenden Muskelbündel mit den ventralen Partien des M. sphincter cloacae externus; dagegen endigen sie bei Hapale albicollis in der Aponeurose, die auf der Ventralseite des Urogenitalkanals sich erstreckt. Wir belegen die vom Sitzbein entspringende Muskelkapsel der Crura clitoridis mit dem Namen eines M. ischiocavernosus.

Die bis hierher beschriebenen Muskeln erhalten ihre Nerven von außen her aus dem N. pudendus, wie wir bei unseren beiden Präparaten feststellten.

Wir richten weiterhin unsere Aufmerksamkeit auf zwei paarige Muskelgebilde, die von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirt werden.

Der Dreimuskelkomplex setzt sich zusammen aus drei Portionen, die am Ursprung scharf getrennt sind und danach als eine dorsale, laterale und ventrale unterschieden werden. Letztere benennen wir als M. pubo-caudalis. Dieser entspringt mit kurzer Sehne von der Innenfläche des absteigenden — also entlang der Symphyse — wie auch des horizontalen Schambeinastes. In der Gegend des Tuberculum ilio-pectineum, demnach an der Grenze von Os pubis und Os ilium wird der M. pubo-caudalis durch Nerven- und Gefäßstämme getrennt von der lateralen Portion. Dieselbe geht aus von der Linea arcuata interna des Os ilium bis nahe zur Articulatio sacro-iliaca. Nach diesem Ursprung bezeichnen wir sie als M. ilio-caudalis. Die dritte Portion endlich nennen wir M. sacro-caudalis. Eine durch die großen Nervenplexus ausgefüllte Spalte trennt sie von dem benachbarten M. ilio-caudalis. Kräftige Muskelbündel entspringen an den seitlichen Theilen der letzten zwei Lendenwirbel, wie das Os sacrum, und werden außerdem verstärkt durch accessorische Ursprünge von einer Reihe von Caudalwirbeln. Sie bilden den Muskelbauch des M. sacro-caudalis. Derselbe liegt zur Seite der Mittellinie auf der inneren Beckenfläche der Wirbelsäule. Seine Fasern verlaufen etwas

schräg median- und caudalwärts, aber im Ganzen herrscht die longitudinale Richtung nach der Schwanzspitze hin bei Weitem vor. Nach dem Austritt aus dem Becken nimmt der Muskel an Umfang beträchtlich ab und lässt eine große Anzahl schlanker, rundlicher Sehnen hervorgehen, die einzeln an den auf einander folgenden Schwanzwirbeln sich befestigen. Eine deutlich ausgeprägte Verbindung des M. sacro-caudalis mit den beiden anderen Portionen des Dreimuskelkomplexes wurde auch bei weiblichen Arctopitheken konstatirt, indem Theile des M. sacro-caudalis von der Endaponeurose der Mm. ilio-caudalis und pubo-caudalis ihren Ursprung nehmen. Auch die vom Schambein und Darmbein entspringenden Fasern ziehen durch die Beckenhöhle hindurch dem Schwanz zu und bilden eine Art Trichter, durch dessen schlitzförmige Öffnung Enddarm und Urogenitalkanal hindurchtreten. Mit diesen beiden Ausführungsgängen sind die am meisten median gelegenen Theile des M. pubo-caudalis durch Bindegewebe verbunden. Es handelt sich also in erster Linie um die entlang der Symphyse entspringenden Fasern. M. pubo-caudalis und ilio-caudalis treten auf ihrem Wege bald unter einander in innige Verbindung und sind an ihrer caudalen Insertion gar nicht mehr zu trennen. Sie endigen zum Theil in eine flache Aponeurose, die die oberflächliche Schwanzfascie mit bilden hilft, zum Theil in eine strangförmige Sehne, die sich am vierten bis fünften Schwanzwirbel nahe der Mittellinie befestigt.

Das zweite aus dem Plexus ischiadicus innervirte Muskelpaar geht aus vom dorsal aufsteigenden Sitzbeinast in der Gegend der Spina ischiadica. Kräftige Muskelfasern ziehen von hier schräg median- und dorsalwärts und inseriren unter fächerförmiger Ausbreitung an den seitlichen Theilen der ersten vier Caudalwirbel. Unter Hervorhebung seiner hauptsächlichsten Ursprungsstelle bezeichnen wir den Muskel als M. spinoso-caudalis.

Bezüglich der glatten Dammmuskulatur der weiblichen Arctopitheken ist zu bemerken, dass auch bei ihnen der M. caudo-rectalis dieselbe Form hat, wie bei allen übrigen untersuchten Thieren. Er löst sich auf der Dorsalseite des Darmes von dessen glatter Längsmuskulatur in der Mittellinie ab, und zwar noch innerhalb der Beckenhöhle und begiebt sich von hier caudal- und dorsalwärts zur Befestigung am vierten Schwanzwirbel. Der Muskel ist bei Arctopitheken sehr schwach. Ein paariger glatter M. retractor-cloacae wurde hier von uns vermisst.

Das Becken der männlichen Arctopitheken bietet im Ver-

gleich zu dem der Weibchen keine in die Augen fallende Unterschiede.

Die uns zur Verfügung stehenden Exemplare waren in Alkohol gut konservirt, nur an zwei Präparaten von Hapale durch Injektion der Arterien die Verhältnisse der schwachen Muskulatur etwas verwischt.

Bei der Betrachtung von außen bemerken wir eben so wie bei den Weibchen annähernd im Centrum der schwach vorgewölbten Caudalfläche die Analöffnung. In dem Raum zwischen den beiden Oberschenkeln an der Unterbauchgegend des Thieres hängt das Scrotum herab. Dessen Lagerung entspricht etwa der Ausdehnung der ziemlich langgestreckten Schambeinsymphyse. Cranial vom Scrotum erhebt sich der relativ kräftig entwickelte Penis aus der Vorhaut. Seine Spitze ist nach dem Kopf des Thieres hin gerichtet.

Nach Entfernung der Haut und reichlichen subcutanen Fettgewebes gelangen wir zu folgender Anschauung über die innere Orientirung der hier in Betracht zu ziehenden Organe: Enddarm und Urogenitalkanal liegen eng neben einander innerhalb des Beckens. Beim Austritt aus demselben läuft das Rectum nur noch ein kurzes Stück in derselben Richtung wie vorher weiter und endet in einer durch die Sitzbeinkanten gelegten Ebene. Der Enddarm hängt also nicht aus dem Beckenausgang heraus. Der Urogenitalkanal macht aus dem Becken heraustretend eine scharfe Wendung nach der Ventralseite hin und bettet sich in den Arcus pubis. Der Penis ist nur durch die Haut des Hodensacks längs der Symphyse fixirt, im Übrigen aber frei.

In der Cirkumferenz des Anus lagern sehr schwächliche subcutane Muskelbündel, die einen Ring um die Mündung des Enddarmes formiren. Sie entspringen und endigen in der Haut. Obgleich sie nur eine außerordentlich unbedeutende Bildung darstellen und in naher Verbindung stehen mit einem tiefer gelegenen Schließmuskel des Afters, bezeichnen wir sie gesondert als M. sphincter ani subcutaneus.

Erheblich kräftiger stellt sich der tiefe Muskel dar, der ebenfalls in geschlossenen, cirkulären Touren den Enddarm umgiebt. Den schmalen Zwischenraum zwischen diesen Muskelfasern und der Schwanzwurzel füllt lockeres Binde- und Fettgewebe; eine Raphe lässt sich auf der Dorsalseite nicht konstatiren, sondern die muskulösen Theile gehen von beiden Seiten her direkt in einander über. Auch auf der Ventralseite in der Mittellinie verbinden sich die Muskel-

bündel theilweise direkt, theilweise scheint eine Durchflechtung statt zu haben. Aus dieser letzteren geht ein schmaler Muskelstrang hervor, der in ventraler Richtung nach dem Penis hin weiter zieht und zu diesem in Beziehungen tritt.

Nur ein geringer Zwischenraum trennt die ventrale Wand des Enddarmes von dem Bulbus corporis spongiosi. Unter Verschmälerung setzt sich dieser fort in das Corpus spongiosum s. cavernosum urethrae. Letzteres vereinigt sich mit dem aus divergirenden Crura sich aufbauenden Corpus cavernosum penis zur Bildung der Ruthe. Die beiden Crura entspringen auf jeder Seite vom Sitzbein, wie wir später noch ausführlicher erörtern werden.

Die vom Ringmuskel des Afters ausgehenden geraden Züge bedecken nun zunächst den Bulbus corporis spongiosi und hüllen ihn ein. Im weiteren Verlauf über die Dorsalfläche des Penis divergiren sie wenig nach beiden Seiten und fassen so das Corpus spongiosum zwischen sich. Sie behalten aber im Wesentlichen ihre longitudinale Richtung, parallel zur Längsachse des Penis bei. Etwa an der Grenze zwischen dem cranialen und medialen Drittel der Ruthe laufen die Fasern in die sehnige Hülle des Penis aus. Die beiden divergirenden longitudinalen Muskelstreifen sind durch straffes Bindegewebe über das Corpus cavernosum urethrae hinüber mit einander verbunden. Daraus können wir uns einen Ring konstruiren um die Wurzel des Penis. Dieser Ring setzt sich zusammen aus der sehnigen Ausbreitung auf der Ventralseite des Penis, ferner aus den Muskelbündeln, die auf beiden Seiten von dieser Aponeurose entspringen und endlich aus den sehnigen Fasern, die die beiden Muskelstränge unter einander in Verbindung setzen. Desshalb stellen wir diese etwas komplicirte Bildung als M. sphincter urogenitalis externus gesondert dar. Den Ringmuskel des Afters bezeichnen wir als M. sphincter ani externus, während die zwischen beiden Sphincteren hinziehenden Muskelbündel unbenannt bleiben und nur als gerade Verbindungszüge aufgeführt werden.

Neben dem Bulbus corporis spongiosi, etwas in das Beckeninnere hinein ragt zu beiden Seiten der Pars membranacea urethrae ein kugeliges muskelumhülltes Gebilde hervor. Dieses wird dargestellt durch die Cowper'schen Drüsen, deren Muskelkapsel wir als M. compressor glandulae Cowperi bezeichnen, wenn auch dieselbe nur wenig Selbständigkeit aufweist. Sie setzt sich nämlich fort in eine Ringmuskelschicht der Pars membranacea urethrae, die in ihrem ganzen Umfang muskulös sich längs der Harnröhre eine Strecke weit

ins Becken hineinzieht. Auch letzteren Ringmuskel des Urogenitalkanals belegen wir mit dem Namen eines M. sphincter urogenitalis externus, trennen ihn aber als tiefe Schicht von der vorher geschilderten oberflächlichen ab.

Die Crura des Corpus cavernosum penis werden durch eine muskulös-sehnige Hülle an der Sitzbeinleiste befestigt. Sie entspringen auf jeder Seite etwa an der Grenze zwischen ventralem und mittlerem Drittel der geradlinigen Kante des Os ischii, nicht weit von der Symphyse entfernt. Von diesem Ursprung aus konvergiren die Crura zur medianen Vereinigung, die auf der Ventralseite der Symphyse erfolgt. Auch die Fasern der Muskelkapsel verfolgen dieselbe Richtung; sie laufen parallel zur Längsachse des Crus und endigen nach erfolgter Verschmelzung der Crura an der aponeurotischen Bedeckung des Penis. Wir nennen diesen paarigen Muskel, der das Corpus cavernosum am Os ischii fixirt, M. ischio-cavernosus.

Ein M. ischio-urethralis, wie wir bei anderen Thieren haben, ließ sich hier nicht feststellen. Die Dammmuskulatur der männlichen Arctopitheken wird, so weit sie geschildert ist, von außen her aus dem N. pudendus innervirt.

Außerdem beachten wir auch hier zwei paarige, von innen aus dem Plexus ischiadicus mit Nerven versorgte Muskeln, den Dreimuskelkomplex und den M. spinoso-caudalis. Sie sind in keiner Weise von den gleichartigen Bildungen der Weibchen verschieden. Eben so steht es mit dem glatten M. caudo-rectalis. Endlich fehlt auch den männlichen Thieren ein paariger glatter M. retractor recti et penis.

Vergleichung und Ergebnisse.

Die Dammmuskulatur der weiblichen Arctopitheken werden wir zwischen weibliche Feliden und Prosimier stellen, wenn wir in erster Linie unser Augenmerk richten auf die beiden ausschlaggebenden Faktoren, gegenseitige Lagerungsverhältnisse von Rectum und Urogenitalkanal, sowie Grad der Entfaltung der Schwellkörper. Nehmen wir auch hier unseren Ausgangspunkt von einer weit aus dem Becken heraushängenden Kloake, in die Enddarm und Urogenitalsinus gemeinsam ausmünden. Die Kloake ist verstrichen wie bei den weiblichen Katzen, und Anus und Vulva bilden getrennte Außenöffnungen. Die Schwellkörper weiblicher Arctopitheken sind kräftiger als die-

jenigen der Katzen, schwächer dagegen als die der Prosimier. Hand in Hand mit der Zunahme der Schwellorgane sind Enddarm und Urogenitalkanal an ihren Enden etwas aus einander gerückt, da letzterer sich verlängerte, während das Rectum sogar sich verkürzte. Der Zwischenraum, der Anus und Vulva trennt, ist bei den Arctopitheken noch recht gering und nicht so ausgeprägt wie bei den Prosimiern. Das Rectum der Krallaffen hängt weniger weit aus dem Becken heraus als das der Halbaffen und nähert sich darin dem Befund bei Hündinnen. Außerdem ist bei Arctopitheken ein Spalt zwischen Enddarm und Schwanzwurzel zu konstatiren. Bei den bisher behandelten Thiergruppen lagen diese beiden Theile meist noch eine Strecke weit neben einander.

Das Becken der Arctopitheken ist dem der Prosimier ziemlich ähnlich, nur ist die transversale Verengerung des Beckenausgangs eine etwas geringere.

Wie wir aus diesen Betrachtungen schon entnehmen können, ist auch die Muskulatur des Dammes der Arctopitheken in vielen Punkten entsprechend den Verhältnissen weiblicher Katzen. Bei beiden finden wir einen M. sphincter cloacae, der sich in getrennte Sphincteren für Anal- und Geschlechtsöffnung zu sondern beginnt, wie wir aus den mehr oder weniger zahlreichen selbständigen Muskelringen um jeden einzelnen dieser Ausführungswege ersehen können. Besonders weit vorgeschritten ist die Sonderung bei Midas oedipus. Dies gilt in gleicher Weise für den sehr dürftigen M. sphincter cloacae subcutaneus wie für den Sphincter externus. Midas oedipus hat sich aber auf der anderen Seite ein primitives Verhalten bewahrt, indem hier der M. sphincter cloacae externus in seiner ganzen Cirkumferenz aus muskulösen Theilen besteht. Hapale albicollis dagegen zeigt eben so wie die weiblichen Feliden auf der Ventralseite des Urogenitalsinus eine Aponeurose, die an Stelle der Muskelfasern getreten ist.

Eine beiderseitige Hervorwölbung des Sphincter externus durch mächtige Analdrüsen wie bei den Feliden besteht bei den Arctopitheken nicht.

Der M. sphincter urogenitalis externus der Krallaffen ist schwach wie der der weiblichen Katzen und erscheint eben so als eine Fortsetzung des M. sphincter cloacae längs des Urogenitalkanals nach der Beckenhöhle hinein.

Wie bei den weiblichen Prosimiern so sind auch bei den Arctopitheken die Crura clitoridis von kräftiger Muskelkapsel umgeben.

Diese reicht bei beiden an der Sitzbeinleiste dorsalwärts bis zum Tuber ischii und fixirt derart die Clitoris am Beckengerüst. Der M. ischio-cavernosus der weiblichen Arctopitheken leitet sich demnach eben so wie sein Homologon bei den Halbaffen aus dem M. ischio-cavernosus der weiblichen Feliden her. Da der M. sphincter cloacae externus von Midas oedipus noch in seinem ganzen Umfang muskulös geblieben ist, so kann es uns nicht überraschen, dass die Muskelfasern dieses Sphincter in direkter Verbindung stehen mit denen des M. ischio-cavernosus.

Einen M. ischio-urethralis besaß unter den weiblichen Prosimiern nur Lemur mongoz, bei den Arctopitheken fehlte er ganz. Ich führe diese Erscheinung auch hier darauf zurück, dass der Beckenausgang in transversaler Richtung mäßig verengt ist. Möglicherweise sind uns auch spärliche Reste dieses Muskels in Folge der Kleinheit dieser Verhältnisse bei Arctopitheken entgangen.

Wie bei allen langgeschwänzten Thieren, die wir untersuchten, so ist der Dreimuskelkomplex auch hier ein Schwanzbeugemuskel. Er ist bei den Arctopitheken nur mäßig fest durch Bindegewebe mit den seitlichen Wandungen von Enddarm und Urogenitalkanal verbunden. Über den M. spinoso-caudalis und caudo-rectalis der Arctopitheken ist hier nichts Neues zu bemerken. Beide gleichen den homologen Muskeln der Prosimier.

Dagegen ist zu konstatiren, dass den Arctopitheken ein paariger glatter M. retractor cloacae fehlt. Diese auffallende Erscheinung können wir nur in Verbindung bringen mit den am Enddarm festgestellten Veränderungen. Wir sahen, dass das Rectum der Arctopitheken von der Schwanzwurzel durch einen Zwischenraum getrennt ist und über die Ebene des Beckenausgangs nicht hinausragt. In beiden Punkten spricht sich eine Differenz von den früher beobachteten Thiergruppen aus.

Die männlichen Arctopitheken sind nur in wenigen Punkten, die wir einzeln besprechen, von den männlichen Prosimiern verschieden. In der Hauptsache gilt für die genetische Beurtheilung der Dammmuskulatur männlicher Krallaffen dasselbe, was wir für die Halbaffen aus einander setzten.

Die männlichen Arctopitheken besitzen wie die weiblichen nur äußerst geringe Reste einer subcutanen Dammmuskulatur. Diese werden dargestellt als ein schwacher, nicht selbständig erscheinender M. sphincter ani subcutaneus. Bei den meisten Prosimiern fanden sich überhaupt keine Hautmuskelzüge in der Perinealregion.

Wie bei Lemur catta und varius so steht auch bei den Arctopitheken der M. sphincter cloacae externus durch muskulöse gerade Verbindungszüge in Zusammenhang mit dem oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus. Die Form des letzteren ist bei den Arctopitheken eine ganz eigenthümliche und in so fern besonders wichtige, als sie ein bisher fehlendes Zwischenglied in unserer Entwicklungsreihe vorstellt. Sie entspricht dem Befund bei einem weiblichen Hund und Nyctereutes ♀, also auch der Textfig. 9 pag. 503. Die den Urogenitalkanal umziehenden oberflächlichen Fasern haben sich noch nicht zur Ringbildung zusammengeschlossen und erscheinen direkt fortgesetzt in die geraden Verbindungszüge. Ihre Funktion als Schließmuskel des Urogenitalkanals und Compressor des Bulbus urethrae können die im Wesentlichen longitudinal verlaufenden Fasern nur unvollkommen erfüllen mit Hilfe der straffen Bindegewebsbündel, die sie unter einander in Verbindung setzen. Aus diesem straffen Gewebe geht später der Sehnenstreif hervor, an den sich die Muskelbündel festsetzen, indem sie mehr und mehr quere Verlaufsrichtung annehmen.

Der M. compressor glandulae Cowperi ist bei den Arctopitheken noch wenig gesondert vom tiefen M. sphincter urogenitalis externus, wodurch deren genetische Zusammengehörigkeit deutlich zu Tage tritt.

Während wir bei den meisten männlichen Prosimiern einen M. ischio-urethralis nachweisen konnten, ist uns dies bei den männlichen Arctopitheken niemals gelungen. Wie wir oben für die weiblichen Thiere bereits erörterten, machen wir für diese Beobachtung die transversale Verengerung des Beckenausgangs sowie die Kleinheit der Verhältnisse bei Arctopitheken verantwortlich.

Bezüglich der äußeren Anordnung der Geschlechtsorgane gleichen die Arctopitheken den Prosimiern. Desshalb erklären wir uns auch bei ersteren das Fehlen eines glatten paarigen M. retractor penis aus bereits bei den Prosimiern erörterten Gründen, vermissen aber bei ihnen den glatten M. levator penis der Prosimier.

Über den fehlenden glatten M. retractor recti männlicher Krallaffen gilt dasselbe wie bei den Weibchen.

Im Übrigen stehen die Befunde im völligen Einklang mit denen der männlichen Halbaffen und bedürfen keiner weiteren Erörterung.

Platyrrhini.

Übersicht der untersuchten Species.

Ateles ater ♀ 1,	Ateles ater ♂ 1,
Ateles spec. ♀ 1,	
	Ateles Geoffroyi ♂ 2,
Nyctipithecus trivirgatus ♀ 1,	
	Chrysothrix sciurea ♂ 1,
Cebus hypoleucos ♀ 1,	Cebus hypoleucos ♂ 1,
	Cebus futuellus ♂ 1.

Die beigefügten Zahlen bezeichnen die Anzahl der von jeder Species untersuchten Exemplare.

Die Beckengestaltung der Platyrrhinen und zwar der weiblichen im Besonderen charakterisiren wir mit wenigen Worten. Es besteht große Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei Prosimiern. Die beiden absteigenden Schambeinäste treten unter einander in der Medianlinie zur Bildung einer Schambeinsymphyse zusammen. An deren caudales Ende schließen sich die, lateralwärts stark divergirenden, ventral aufsteigenden Sitzbeinäste an. Diese gehen ohne deutliche Trennung in die horizontalen Sitzbeinäste über und bilden mit ihnen zusammen eine leichtgewölbte Knochenleiste. Am dorsalen Ende der horizontalen Sitzbeinäste findet sich als starke Wulstung ausgeprägt das Tuber ossis ischii. Es ist hier erheblich mächtiger ausgebildet als bei den Halbaffen. Am dorsal aufsteigenden Sitzbeinast, nahe an dessen cranialem Ende in der Höhe der Hüftgelenkspfanne ragt in dorsaler Richtung eine kleine Knochenerhebung vor, die Spina ischiadica. Die Form des knöchernen Beckenausgangs bei der Ansicht von der Caudalseite erscheint in mäßiger Weise transversal verengt. Die Sitzbeinkanten sind nicht so weit nach der Mittellinie gerückt wie bei den Halbaffen. Der von ihnen eingeschlossene Winkel ist annähernd gleich einem rechten. Das Sacrum bestand an einem von mir beobachteten Skelet von Cebus apella aus drei unter einander verschmolzenen Wirbeln. Es ist noch hervorzuheben, dass an den feuchten Präparaten der Arcus pubis von Ateles sich erheblich flacher darstellt als der von Cebus und Nyctipithecus. Der Schwanz ist bei allen Präparaten kräftig ausgebildet.

Äußerlich sehen wir an der caudalen Fläche der weiblichen Platyrrhinen ein rundliches Feld durch geringere Behaarung hervorgehoben. Innerhalb desselben liegen die Außenmündungen von Enddarm und Urogenitaltractus. Beide sind einander eng benachbart und nur durch einen schmalen Zwischenraum von einander getrennt.

Auffallen muss uns die weite Entfernung der Analöffnung von der Schwanzwurzel. Ventralwärts vom Anus öffnet sich die Vulva, da wo die Caudalfläche in die Bauchseite des Thieres übergeht. Vom ventralen Winkel der Vulva geht die Clitoris aus. Dieselbe stellt sich bei Cebus und Nyctipithecus als ein ziemlich ansehnliches Gebilde dar, besitzt aber ganz außerordentliche Dimensionen bei Ateles. Hier erscheint sie als ein Cylinder, der den Penis derselben Species an Länge und Umfang ganz erheblich übertrifft. An der Wurzel der Clitoris sieht man die Mündung der Harnröhre, die durch eine ziemlich tiefe Rinne auf der Dorsalseite des Kitzlers fortgesetzt ist.

Auch bei Ateles beobachteten wir, bei dem einen stärker, bei dem anderen schwächer, einen dunkel pigmentirten, nicht behaarten Hautwall in der Cirkumferenz des Anus, eine ganz ähnliche Bildung wie bei Lemur coronatus ♂.

Die Lagebeziehungen von Enddarm und Urogenitalkanal weisen bei den weiblichen Platyrrhinen bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten auf. Beide Ausführwege sind innerhalb der Beckenhöhle eng verbunden durch Bindegewebe und liegen nahe neben einander. In dieser Anordnung bleiben sie bis ans Ende. Beide hängen mäßig weit aus dem Beckenausgang heraus und sind nach der Bauchseite hin umgeschlagen, woraus sich die weite Entfernung zwischen Schwanzwurzel und Anus erklärt.

Bei keinem der von uns untersuchten weiblichen Platyrrhinen gelang es uns, quergestreifte Muskelfasern im Anschluss an das Integument der Dammgegend nachzuweisen. Die Muskulatur stellt sich in durchaus einfachen Verhältnissen dar.

Rectum und Urogenitalkanal werden an ihrem Ende durch einen gemeinsamen schmalen Ringmuskel umschlossen. Dieser besteht nicht in seinem ganzen Umfang aus muskulösen Theilen. Vielmehr gehen nach Umgreifung des Enddarmes die Muskelfasern zu beiden Seiten oder auch erst auf der Ventralfläche des Urogenitalkanals in eine Endaponeurose über. Die muskulösen Partien sind besonders gering bei Nyctipithecus, wiegen dagegen bei Ateles vor und strahlen hier bis zur ventralen Fläche der Clitoris aus. Dieser Ringmuskel bietet auf der dorsalen Seite keine Unterbrechung durch eine Raphe dar. Der weite Zwischenraum nach der Schwanzwurzel hin wird durch lockeres Bindegewebe ausgefüllt. Wenn auch bei den weiblichen Platyrrhinen von einer Kloake keine Rede mehr ist, so bezeichnen wir doch den eben beschriebenen Schließmuskel als M. sphincter cloacae externus, um damit anzudeuten, dass derselbe

Anus und Vulva, die beiden Differenzirungsprodukte der Kloake, gemeinsam umgiebt.

Bei Nyctipithecus trivirgatus konstatirten wir, dass dieser Muskel seinen Nerv von außen her aus dem N. pudendus erhält.

Das kräftige Corpus cavernosum clitoridis beginnt mit zwei divergirenden Crura. Letztere sind durch eine muskulös-sehnige Hülle etwa in der Mitte des horizontalen Sitzbeinrandes befestigt. Von dieser Befestigungsstelle an liegen die Crura eine Strecke weit der Sitzbeinleiste auf und reichen bis nahe an die Symphyse heran. Kurz bevor sie diese erreichen, biegen sie scharf nach der Mittellinie um und vereinigen sich unter einander zum unpaaren Corpus cavernosum clitoridis. Die Muskelfasern bedecken die caudale Fläche des Crus corporis cavernosi und besitzen dieselbe Verlaufsrichtung wie dieses. Sie ziehen, entlang der Sitzbeinkante, schräg ventral und medianwärts und endigen an der Vereinigungsstelle der Crura an der Endaponeurose des M. sphincter cloacae externus, welche die Ventralseite des weiblichen Urogenitalkanals bedeckt.

Wir bezeichnen diese muskulös-sehnige Hülle der Crura und Bulbi wegen ihrer Beziehungen zu Sitzbein und Corpus cavernosum als M. ischio-cavernosus. Derselbe wird ebenfalls von außen her aus dem N. pudendus innervirt. Bei Ateles spec. erschien sein Ursprung von der Sitzbeinleiste noch weiter in die Beckenhöhle hinein ausgedehnt auf eine Fascie, die den M. obturator internus bedeckt.

Ein Homologon des M. ischio-urethralis suchten wir bei den weiblichen Platyrrhinen vergebens.

Wenige ringförmige Muskelbündel umziehen den Anfangstheil der Pars membranacea urethrae und auch die Scheide direkt cranial von der Wurzel der Schwellkörper. Sie werden von uns als M. sphincter urogenitalis externus benannt. Auch deren Innervation von außen aus dem N. pudendus kam bei Nyctipithecus trivirgatus zu deutlicher Anschauung.

Eine kräftige paarige Muskelmasse liegt auf beiden Seiten der das Becken verlassenden Eingeweide und zieht nach dem Schwanz hin, wo sie sich befestigt. Am Ursprung dieses paarigen Muskelkomplexes können wir drei getrennte Portionen wahrnehmen, die wir als ventrale, laterale und dorsale unterscheiden. Die ventrale Portion entspringt mit kurzer Sehne am absteigenden Schambeinast in der ganzen Länge der Symphyse und weiterhin vom horizontalen Schambeinast bis zum Tuberculum ilio-pectineum. Hier trennt sie ein

schmaler Spalt, durch den Gefäße und Nerven hindurchtreten, von der lateralen Portion. Diese entspringt in der Länge der Linea arcuata interna des Os ilium. Ein durch Nervenplexus und große Gefäße eingenommener Zwischenraum bildet die Trennung gegen die dorsale Portion. Letztere geht aus von einem weiten Ursprungsgebiet, das sich entlang den seitlichen Theilen des letzten Lendenwirbels und Os sacrum sowie einer Reihe von Schwanzwirbeln erstreckt. Hieraus bildet sich ein kräftiger Muskelbauch, der zur Seite der Mittellinie auf der Ventralfläche der Wirbelsäule liegt und durch das Becken hindurch zum Schwanz zieht. Nach ihrem Ursprung benennen wir die drei einzelnen Theile des Muskelkomplexes als M. sacro-caudalis, ilio-caudalis und pubo-caudalis. Letztere beiden vereinigen sich nahe an ihrem Ende und fixiren sich am Schwanz etwa in der Höhe des fünften Caudalwirbels. Zum Theil endigen sie in eine flache Aponeurose, die in die Schwanzfascie übergeht. Der Rest steht durch Faseraustausch in inniger Verbindung mit dem M. sacro-caudalis. Aus der vereinigten Muskelmasse geht eine große Anzahl schmaler rundlicher Sehnen hervor, die in gesonderte, von der Schwanzaponeurose gebildete Fächer gebettet am Schwanz entlang laufen und daselbst nach einander an den einzelnen Schwanzwirbeln sich befestigen. Der gesammte Muskelkomplex wird von innen her aus dem Plexus ischiadicus mit Nerven versorgt.

Die längs der Symphyse entspringenden Fasern des M. pubo-caudalis liegen den Eingeweiden des Beckenausgangs ganz nahe an. Sie sind bei Nyctipithecus und Cebus locker durch Bindegewebe mit ihnen verbunden. Dagegen beobachteten wir bei Ateles, dass die am meisten medial liegenden Theile des M. pubo-caudalis sich von der Muskelmasse loslösen und auf beiden Seiten von Urogenitalkanal und Enddarm mit den Zügen des M. sphincter cloacae verschmelzen.

Von Bedeutung für unsere Untersuchungen erscheint noch ein anderer quergestreifter Muskel, der von innen her aus dem Plexus ischiadicus seine Nerven erhält. Derselbe ist paarig angelegt und verhält sich bei allen untersuchten Species im Ganzen gleich. Er entspringt an der Spina ischiadica und zieht von hier aus schräg median- und dorsalwärts nach der Wirbelsäule hin. Unter fächerförmiger Ausbreitung inserirt er an den Querfortsätzen der ersten fünf bis sechs Caudalwirbel. Wir führen diesen paarigen Muskel als M. spinoso-caudalis auf.

Was die glatte Muskulatur der Dammgegend betrifft, so konnten

wir bei den weiblichen Platyrrhinen nur einen unpaaren M. caudo-rectalis finden. Er tritt hier nur in ganz geringgradiger Ausbildung auf. Innerhalb der Beckenhöhle von der glatten Längsmuskulatur des Darmes auf dessen Dorsalseite sich loslösend befestigt er sich in der Mittellinie des Schwanzes, etwa entsprechend dem dritten bis vierten Schwanzwirbel. Am schwächsten ist er entfaltet bei Ateles spec., relativ am kräftigsten stellt er sich bei [Nyctipithecus trivirgatus dar. Ein paariger glatter M. retractor cloacae fehlt überall.

Aus den sehr spärlichen Litteraturangaben über die Dammmuskulatur der Platyrrhinen heben wir Folgendes hervor.

Kollmann[1] hat seine Untersuchungen angestellt an Cebus robustus und Cebus capucinus. Er schildert bei diesen unsere Mm. pubo-caudalis und ilio-caudalis unter dem Namen eines M. levator ani. Seine Beschreibung stimmt in den Hauptsachen überein mit unseren Befunden. Nur kann ich mich nicht, eben so wenig wie Lartschneider, Kollmann's Ansicht anschließen, dass sich am Ursprungsgebiet drei Portionen »ohne Schwierigkeit« gesondert wahrnehmen lassen, nämlich eine dorsale, laterale und ventrale. Letztere beiden umfassen unseren M. pubo-caudalis, an welchem Kollmann einen vom absteigenden und einen vom horizontalen Schambeinast entspringenden Theil unterscheiden will.

Auch bezüglich der Insertion des M. spinoso-caudalis bestehen Meinungsdifferenzen. Dieser befestigt sich nach Kollmann am letzten Sacral- und den drei ersten Caudalwirbeln, nach Lartschneider dagegen an den ersten zwei bis sechs Caudalwirbeln.

Die äußere Anordnung der Theile in der Perinealgegend der männlichen Platyrrhinen stellt sich in folgender Weise dar: Die Analöffnung liegt im Centrum der schwach behaarten Caudalfläche, die im Übrigen eine leicht gewölbte Beschaffenheit besitzt. An der Übergangsstelle von der caudalen zur ventralen Körperfläche befindet sich das Scrotum, an dessen cranialem Rand der relativ kurze Penis aus dem Präputium sich erhebt. Nähere Aufklärungen über die Lageverhältnisse von Enddarm und Urogenitalkanal erhalten wir nach Abziehen der Haut. Das Rectum hängt nur wenig aus dem Beckenausgang heraus. Innerhalb des Beckenausganges verläuft es nahe dem Urogenitalkanal. Nach dem Austritt aus dem Becken behält es im Großen und Ganzen seine ursprüngliche Verlaufsrichtung bei, während der Urogenitalkanal in starker Biegung nach der

[1] l. c. 17. pag. 198, 199.

Bauchseite hin umgeschlagen erscheint. Der Penis ist in seinen beiden cranialen Dritteln an der Caudalfläche und bis nach der Ventralfläche hin durch eine Hautfalte befestigt und nur in seinem caudalen Drittel ganz frei. Jedenfalls ist als Unterschied von Befunden bei anderen Thierformen hervorzuheben, dass zwischen Rectalende und Schwanzwurzel ein erheblicher Zwischenraum vorhanden ist.

Am Becken der männlichen Platyrrhinen bestehen nicht unerhebliche Unterschiede im Vergleich zu dem der Weibchen. Dieselben sind ganz analog den Geschlechtsverschiedenheiten des menschlichen Beckens. Der Winkel des Arcus pubis ist bei den Männchen erheblich enger als bei den Weibchen. Dadurch erscheint der Schoßbogen auch tiefer und zugleich tritt eine Trennung der horizontalen Sitzbeinleiste in einen bedeutend vorwiegenden ventral aufsteigenden und einen hiergegen sehr zurücktretenden horizontalen Theil hervor. Der letztere umfasst im Wesentlichen das stark gewulstete, breite Tuber ischii. In allen übrigen Punkten stimmen männliches und weibliches Becken überein.

Eine Hautmuskulatur der Dammgegend ist auch bei den männlichen Platyrrhinen nach unseren Beobachtungen nicht vorhanden.

Um das Ende des Rectum schließen sich kräftige quergestreifte Muskelzüge in ringförmiger Anordnung. Auf deren dorsaler Seite findet sich keine Andeutung einer paarigen Sonderung, die Muskelbündel gehen ohne trennende Raphe in einander direkt über. Eine Ursprungsstelle für diese Fasern lässt sich nicht feststellen. Lockeres Bindegewebe und Fett füllt das Cavum recto-caudale, den Zwischenraum zwischen Rectum und Schwanzwirbelsäule. Nach Umgreifung des Rectalendes verschmelzen die von beiden Seiten herkommenden Muskelfasern und durchflechten sich. Aus dieser Durchkreuzung geht ein schmales Muskelbündel hervor, das in sagittaler Richtung den Beckenausgang durchzieht und den Ringmuskel des Afters mit der Muskulatur des Urogenitalkanals in Verbindung setzt. Diese von uns nicht besonders bezeichneten geraden Verbindungszüge fehlten bei Ateles. Der quergestreifte Schließmuskel der Analöffnung ist als M. sphincter ani externus zu benennen.

Die Dorsalfläche des Penis wird in der Ausdehnung nur des cranialen Drittels, das hauptsächlich den Bulbus corporis spongiosi und den Anfangstheil des vereinigten Corpus cavernosum penis umfasst, von einer kräftigen Muskelmasse bedeckt. Diese weist eine paarige Anlage auf. Sie nimmt ihren Ausgang von der Penisapo-

neurose in einer relativ langen Ursprungslinie, die caudal auf jeder Seite der Mittellinie und des hier gelagerten Corpus spongiosum beginnt und von da schräg lateral- und cranialwärts, also in der Richtung nach der Beckenhöhlung hin sich erstreckt. Die am weitesten caudal entspringenden Bündel verlaufen annähernd parallel zur Längsachse des Penis, während die am meisten dem Beckenausgang genäherten Faserzüge eine rein transversale Richtung nach der Mittellinie hin verfolgen. Die zwischen diesen beiden Endpunkten der Ursprungslinie ihren Ausgang nehmenden Theile des Muskels zeigen den Übergang von der einen in die andere Verlaufsrichtung. Die von beiden Seiten entspringenden Muskelbündel befestigen sich in der Mittellinie an einem schmalen Sehnenstreifen, der bei den verschiedenen Species männlicher Platyrrhinen wechselndes Verhalten zeigt. Derselbe entspricht in seiner Länge bei Cebus futuellus nur einem geringen, am weitesten cranial gelegenen Theil der ganzen Muskelausdehnung und beschränkt sich auf den Bulbus corporis spongiosi. Da alle Fasern an dieser Raphe sich befestigen, ist es verständlich, dass dieselben bei Cebus futuellus vorwiegend parallel der longitudinalen Achse des Penis sich erstrecken. Etwas länger stellt sich der Sehnenstreif dar bei Cebus hypoleucos und Chrysothrix sciurea. Am längsten aber ist er bei Ateles. Hier stimmt er mit der Länge der Ursprungslinie annähernd überein. Dem entsprechend weisen seine Fasern bei Weitem überwiegend quere Verlaufsrichtung auf. Die vom M. sphincter ani externus herkommenden geraden Verbindungszüge befestigen sich zum Theil auch an der sehnigen Raphe oder senken sich zwischen die transversalen Faserzüge ein. Ein kleiner Rest inserirt an der aponeurotischen Hülle auf den beiden seitlichen Flächen der Peniswurzel.

Der paarige Muskel formirt einen muskulösen Halbring um den Urogenitalkanal, der durch die aponeurotische Überkleidung der Ventralseite zu einem vollständigen muskulös-sehnigen Ring geschlossen wird. Aus dieser Überlegung leiten wir die Benennung des Muskels ab und führen ihn desshalb unter dem Namen eines M. sphincter urogenitalis externus auf. Wir beurtheilen denselben als eine oberflächliche Schicht im Gegensatz zu einer tiefen, die der Pars membranacea urethrae angehört. Der tiefe M. sphincter urogenitalis externus stellt sich dar als eine ziemlich dünne, in ihrem ganzen Umfang muskulöse Ringmuskulatur, die sich entlang der Harnröhre vom Bulbus corporis spongiosi an ins Becken hinein erstreckt. Sie reicht an der nicht sehr langen Pars

membranacea urethrae bis nach der Prostata hin und geht gegen das Ende aus der cirkulären in longitudinale Verlaufsrichtung über.

Über diese Muskelfasern macht Cuvier[1] folgende Angaben: »Dans — les Singes c'est particulièrement sur les côtés (sc. de la portion pelvienne de l'urètre), qu'on les remarque; elles ont une direction oblique, et vont se perdre, en avant, au bulbo-caverneux et aux os pubis; et en arrière au col de la vessie, après avoir traversé la prostate.«

Das Corpus cavernosum penis entsteht aus der Vereinigung zweier sehr kräftig ausgebildeter Crura. Diese sind an der Stelle des Übergangs vom ventral aufsteigenden Sitzbeinast zum Tuber ischii befestigt und laufen von da an, dem Sitzbeinast nahe aufliegend, in den Arcus pubis hinein. Ganz nahe der Symphyse biegen sie nach der Mittellinie hin, um sich zu vereinigen. Diese Crura und Bulbi werden vollständig eingehüllt von einem kräftigen Muskel, der auch die Befestigung am Sitzbein bewirkt. Die Hülle besteht aus einem muskulösen und sehnigen Theil, die aber innig zusammenhängen. Die Muskelfasern bedecken die caudale Fläche der Crura und verlaufen ebenfalls vom Ursprung in der Längsrichtung des ventral aufsteigenden Sitzbeinastes nach der Symphyse zu und endigen in der sehnigen Hülle der Peniswurzel. Wir benennen diesen paarigen Muskel zwischen Sitzbein und Corpus cavernosum als M. ischio-cavernosus. Auch bei den männlichen Exemplaren von Ateles greift er mit seinem Ursprung nach der inneren Fläche des Beckenausgangs auf die den M. obturator internus deckende Fascie über. Gemeinsam mit dem eben genannten und zwar von der inneren Beckenfläche des Os ischii entspringt ein anderer paariger Muskel. Derselbe ist außerordentlich klein und schmal, findet sich aber bei allen untersuchten männlichen Platyrrhinen. Im Verlauf divergirt er vom M. ischio-cavernosus und wendet sich direkt medianwärts. So tritt er an die Ventralseite der Pars membranacea urethrae heran, da wo dieselbe in den Bulbus corporis spongiosi sich einsenkt. Er endigt an einer schmalen flachen Sehne, die mit der tiefen Schicht des M. sphincter urogenitalis externus verbunden ist, und zugleich auch dem entsprechenden Muskel der anderen Seite zur Insertion dient. Die auf der Ventralseite des Penis gelagerten Venen erscheinen mit dieser gemeinsamen Endsehne fest verbunden, treten durch dieselbe hindurch und setzen von da ihren Weg nach der Becken-

[1] l. c. 4, VIII. pag. 211.

höhle hinein weiter fort. Wir bezeichnen diesen paarigen Muskel als M. ischio-urethralis Ellenberger-Baum. In dem Raum zwischen Enddarm und Peniswurzel beobachteten wir je eine Cowper'sche Drüse auf jeder Seite der Mittellinie. Eine kräftige selbständige Muskelkapsel hüllt diese drüsigen Gebilde ein. Sie erhält den Namen eines M. compressor glandulae Cowperi. Cuvier[1] giebt an, dass sich Cowper'sche Drüsen bei allen Vierhändern finden und stets von einer Muskelkapsel umhüllt werden.

Die gesammte bis hierher beschriebene Muskulatur wird von außen her aus dem N. pudendus versorgt, wie wir bei Ateles Geoffroyi und Cebus hypoleucos konstatiren.

Die bei den weiblichen Thieren beschriebenen Muskelgebilde, die von innen her aus dem Plexus ischiadicus innervirt werden, finden sich in völlig übereinstimmender Gestaltung auch bei den Männchen. Es ist dies der paarige Dreimuskelkomplex, der aus den Mm. sacro-caudalis, ilio-caudalis und pubo-caudalis besteht, sowie der M. spinoso-caudalis. Ein Gleiches gilt von dem glatten M. caudo-rectalis. Auch bei den Männchen ist keine Spur eines paarigen glatten M. retractor recti et penis aufzufinden.

Vergleichung und Ergebnisse.

Das Becken der weiblichen Platyrrhinen gleicht in den Hauptpunkten dem der Prosimier und Arctopitheken. Sein Ausgang ist wie bei den letzteren in transversaler Richtung mäßig verengt.

Enddarm und Urogenitalkanal liegen wie bei den weiblichen Feliden bis ans Ende nahe neben einander, sind aber, zum Unterschied von diesen, beide nach der Bauchseite hin umgeschlagen. Darin kommt auch eine Differenz von den Prosimiern und Arctopitheken zum Ausdruck, indem bei diesen beiden Thiergruppen der Urogenitalkanal allein eine Wendung nach der Bauchseite hin macht. Die Schwellkörper in der ventralen Wandung des Urogenitalkanals sind bei den Platyrrhinen ziemlich kräftig entwickelt, stärker als bei den anderen genannten Thieren.

Die Muskulatur der Dammgegend weiblicher Platyrrhinen schließt sich eng an die Verhältnisse bei Katzen an und ist in ihrer Genese von diesen aus leicht verständlich. Die Hautmuskulatur in der Umgebung der Anal- und Geschlechtsöffnung ist bei den Affen der neuen

[1] l. c. 4, VIII. pag. 181, 183.

Welt vollständig geschwunden. Ein M. sphincter cloacae externus findet sich in derselben Gestaltung wie bei weiblichen Feliden. Er umgiebt ringförmig Enddarm und Urogenitalsinus, ist aber auf der ventralen Fläche der Vulva durch eine Aponeurose geschlossen, da hier die muskulösen Theile geschwunden sind, wahrscheinlich im Anschluss an die Ausbildung der Schwellkörper. Der M. ischio-cavernosus der Katzen hat offenbar auch für die Bildung des gleichbenannten Muskels der weiblichen Platyrrhinen die Grundlage abgegeben, indem sich die an Umfang zunehmenden Crura clitoridis in diese Muskelmasse eindrängten und dadurch eine Umhüllung erhielten, die sie am Sitzbein befestigte. Doch scheint bei den weiblichen Platyrrhinen nicht wie bei manchen anderen Thierformen als Rest des primitiven M. ischio-cavernosus ein M. ischio-urethralis übrig geblieben zu sein, der durch seine funktionellen Beziehungen zu den Venen der Clitoris zu stärkerer Ausbildung gelangte. Wir konnten ihn an keinem unserer Präparate nachweisen. Vielleicht auch ist er geschwunden in Folge der transversalen Verengerung des Beckens und der Einlagerung des Urogenitalkanals in den Arcus pubis.

Der Dreimuskelkomplex aller unserer langgeschwänzten Platyrrhinen verhält sich in der Hauptsache eben so wie bei den anderen mit einem kräftigen Schwanz ausgestatteten Thieren: er dient im Wesentlichen der Beugung des Schwanzes und ist locker verbunden mit den von ihm umschlossenen Eingeweiden. Nur bei Ateles kommt seine funktionelle Beziehung zum Enddarm morphologisch zum Ausdruck, indem die medialen, längs der Symphyse entspringenden Theile des M. pubo-caudalis nicht bis zum Schwanz sich erstrecken, sondern mit dem M. sphincter cloacae externus verschmelzen.

Der M. caudo-rectalis der Platyrrhinen gleicht seinem Homologon bei Prosimiern und den übrigen Formen. Einen M. retractor cloacae konnten wir an unseren Präparaten neuweltlicher Affen nicht nachweisen. Wir vermuthen, dass sein Fehlen wie bei den Arctopitheken in Beziehung zu bringen ist mit der zunehmenden Entfernung des Enddarmes von der Schwanzwurzel, die bei den weiblichen Platyrrhinen sogar so weit vorgeschritten ist, dass das Rectum nach der Bauchseite hin umgeschlagen erscheint.

Das Becken der männlichen Platyrrhinen ist von dem der Weibchen in ähnlicher Weise verschieden, wie das der beiden Geschlechter des Menschen. Der männliche Arcus pubis erscheint enger und tiefer als der weibliche. Damit im Zusammenhang tritt wieder eine deutlichere Trennung zwischen einem horizontalen und einem ventral

aufsteigenden Sitzbeinast hervor. In denselben Punkten liegen auch die Differenzen zwischen dem Becken männlicher Platyrrhinen und demjenigen der Prosimier und Arctopitheken. Wie bei beiden letzteren Thierformen sind auch die äußeren Geschlechtsorgane männlicher Platyrrhinen angeordnet, also auch in gleicher Weise verschieden von denen männlicher Feliden und Caniden. Bezüglich der Lagebeziehungen von Enddarm und Urogenitalkanal sind die Männchen der amerikanischen Affen am nächsten anzuschließen an die Arctopitheken. Bei beiden ist der Enddarm beträchtlich verkürzt und durch einen Zwischenraum von der Schwanzwurzel getrennt. Dieser Zwischenraum ist bei den Platyrrhinen besonders breit.

Die Dammmuskulatur männlicher Platyrrhinen bewahrt denselben Grundtypus, den wir bereits durch mehrere Thiergruppen verfolgten. Die einzelnen Abweichungen sind nur geringgradig und im Ganzen leicht verständlich. Die Hautmuskulatur in der Umgebung der Anal- und Geschlechtsöffnung ist bei den männlichen Platyrrhinen eben so vollständig reducirt wie bei den Weibchen. Muskulöse gerade Verbindungszüge in spärlicher Anzahl deuten auf den ursprünglichen Zusammenhang zwischen M. sphincter ani externus und dem oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus. Der letztere steht bei Cebus futuellus auf einem primitiveren Zustand wie beim Kater. Seine Bündel verlaufen vorwiegend longitudinal und befestigen sich an einer kurzen medianen Raphe. Am oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus von Ateles sehen wir eine Wiederholung des höher entwickelten Stadiums, wie es uns Canis familiaris ♂ zuerst darbot. Zwischen diesen beiden Extremen liegen die übrigen Befunde. Ein M. compressor glandulae Cowperi ist gesondert vom tiefen M. sphincter urogenitalis externus, von dem er abstammt.

Dasselbe beobachteten wir bei den weiblichen Feliden. Die Ringmuskelschicht der Pars membranacea urethrae ist von der homologen Bildung der Carnivoren etc. nicht verschieden. Ein M. ischio-urethralis ist den männlichen Platyrrhinen erhalten geblieben in derselben Gestalt wie bei den Carnivoren, trotz der mäßigen transversalen Verengerung des Beckens und des negativen Befundes bei den Weibchen.

Ein glatter M. caudo-rectalis weist keine Besonderheiten auf. Im Zusammenhang mit der weiten Entfernung zwischen Schwanzwurzel und Analöffnung fehlt ein paariger glatter M. retractor recti

et penis. Aber auch ein glatter M. levator penis, wie ihn nur die männlichen Prosimier besaßen, wurde nicht nachgewiesen.

Katarrhinen.

Übersicht der untersuchten Species.

Cynocephalus anubis ♀ neonat. 1,	Cynocephalus babuin ♂ 1,
	Cynocephalus spec. ♂ 1,
Cercopithecus callitrichus ♀ 1,	Cercopithecus petaurista ♂ 1,
Cercopithecus melanogenus ♀ 1,	Cercopithecus mona ♂ 2,
Cercopithecus entellus ♀ 1,	Cercopithecus entellus ♂ 2,
	Cercopithecus sabaeus ♂ 1,
Inuus ecaudatus ♀ 1,	Inuus cynomolgus ♂ 1,
	Colobus guereza ♂ 1.

Die beigefügten Zahlen bezeichnen die Anzahl der untersuchten Exemplare.

Bei allen bisher betrachteten Thieren boten die Weibchen den primitiveren Befund, den wir am besten dem komplicirteren vorausschicken. Desshalb beginnen wir mit der Darstellung unserer weiblichen Präparate auch bei den Katarrhinen.

Das caudale Körperende aller Katarrhinen weist einen erheblichen Unterschied auf gegen alle bisher untersuchten Thierformen. Wir finden nämlich hier Gesäßschwielen, unbehaarte verhornte Partien des Integuments auf beiden Seiten der Mittellinie. Dieselben haben ovale Gestalt und sind bei den verschiedenen Species von wechselnder Größe. Sie bedecken die zu einer kräftigen, breiten Knochenplatte entfalteten Tubera ossis ischii. Der Anus öffnet sich annähernd im Centrum der Caudalfläche des Thieres und ist eben so von der Schwanzwurzel wie von den an der ventralen Grenze liegenden Gesäßschwielen durch einen Zwischenraum getrennt. Die schlitzförmige Genitalöffnung liegt am Übergang von der caudalen zur ventralen Körperfläche, zum Theil noch in dem engen Spalt zwischen den beiden Gesäßschwielen, zum Theil schon an der Unterbauchgegend. Bei Cercopithecus callitrichus und Cynocephalus anubis neonat. fällt uns die stark entfaltete Clitoris auf, die aus dem cranialen Winkel des Genitalschlitzes sich erhebt. Von der Urethralmündung an läuft auf der Dorsalseite der Clitoris eine Rinne bis nahe zur Glans hin.

Das Becken der Katarrhinen erhält eine außerordentlich charakteristische Form durch die starke Ausbildung der Tubera ossis ischii, die bis nahe an die Mittellinie herantreten und nur einen

schmalen Spalt zwischen sich lassen. Die absteigenden Schambeinäste, die sich in einer medianen Schambeinsymphyse vereinigen, sind sehr lang. Dadurch erhält das Becken eine langgestreckte Form, ähnlich wie das der Marsupialier. Bei letzteren allerdings wird diese Gestaltung verursacht durch eine Schambeinsitzbeinsymphyse. Sehr kurz sind die ventral aufsteigenden Sitzbeinäste der Katarrhinen. Diese begrenzen den Arcus pubis, der als ein enger und, im Vergleich zur Symphysenhöhe, sehr niedriger Spalt erscheint. Die horizontalen Sitzbeinäste sind durch starke Verbreiterung ganz in die charakteristischen Sitzbeinhöcker aufgegangen. Der dorsal aufsteigende Sitzbeinast besitzt keine besonderen Eigenthümlichkeiten. Sein craniales Ende hilft die Hüftgelenkspfanne mit bilden. In der Höhe dieser Cavitas glenoidalis ragt dorsalwärts als ein mäßig entwickelter Vorsprung die Spina ischiadica vor. Das Os sacrum setzt sich zusammen aus zwei bis drei unter einander verschmolzenen Wirbeln. Der Schwanz ist bei den meisten Formen lang und kräftig, unter unseren Präparaten nur bei Inuus ecaudatus kurz. Bei der Ansicht vom Schwanz her zeigt sich das Becken in transversaler Richtung erheblich verengt durch die breiten Sitzbeinhöcker. Diese Verengerung betrifft hauptsächlich die am meisten ventral, nahe der Symphyse gelegenen Theile des Beckenausgangs.

Die innere Topographie der Eingeweide bei den Weibchen ist folgende: Enddarm und Urogenitalkanal liegen innerhalb des Beckens nahe neben einander. Der Enddarm hängt nicht aus dem Beckenausgang heraus und überschreitet nicht eine durch die Sitzbeinhöcker gelegte Ebene. Er ist weder dorsal- noch ventralwärts umgeschlagen und von der Schwanzwurzel und Schambeinsymphyse etwa gleich weit entfernt. Länger als das Rectum ist der Urogenitalkanal. Derselbe trennt sich an seinem Ende vom Rectum und schlägt sich ventralwärts um. So liegt er eingebettet in den engen Arcus pubis und mündet nach der Unterbauchgegend des Thieres hin nach außen.

In der Umgebung der Analöffnung finden wir direkt unter der Haut ziemlich spärliche Muskelfasern, die am Integument Ursprung und Ansatz besitzen. Dieselben umgeben in kreisförmigen Touren die Mündung des Enddarmes und weisen auf der dorsalen und ventralen Seite des letzteren Durchkreuzungen auf. Dieser schwache Hautmuskel, der in innigem Zusammenhang mit einem tiefer liegenden Ringmuskel sich befindet, wird von uns als M. sphincter ani subcutaneus selbständig benannt.

Kräftigere quergestreifte Muskelzüge umschließen in tieferen

Lagen Enddarm und Urogenitalkanal gemeinsam. Einzelne Bündel bilden auch gesonderte Ringe je um einen der Ausführwege allein. Die ringförmige Umhüllung besteht nicht in der ganzen Cirkumferenz aus muskulösen Theilen, sondern wird auf der Ventralseite des Urogenitalkanals durch eine Aponeurose vervollständigt. Da die Mehrzahl der Muskelfasern Anus und Vulva zusammen umfasst, bezeichnen wir den Muskel als M. sphincter cloacae externus. In der Richtung nach der Beckenhöhle hinein sehen wir in der Umgebung von Scheide und Harnröhre den gemeinsamen Sphincter fortgesetzt zu einer gesonderten Ringmuskulatur, anfänglich für den gesammten Urogenitalkanal, weiter cranialwärts für die Harnröhre allein. Wir geben dieser Muskelmasse den Namen eines M. sphincter urogenitalis externus.

Überall sind in der ventralen Wandung des Urogenitalsinus Schwellkörper vorhanden. Ein Corpus cavernosum clitoridis ist bei Cynocephalus anubis und Cercopithecus callitrichus kräftiger als bei unseren übrigen Präparaten. Dasselbe beginnt mit zwei Crura, die an der cranialen Ecke des Tuber ossis ischii auf jeder Seite befestigt sind. Sie liegen im Arcus pubis auf den ventral aufsteigenden Sitzbeinästen und lassen aus ihrer Vereinigung nahe der Symphyse das unpaare Corpus cavernosum clitoridis hervorgehen. Die Fixirung der Crura am Sitzbein wird bewerkstelligt durch eine kräftige muskulös-sehnige Kapsel derselben. Die Muskelfasern dieser Umhüllung verlaufen ebenfalls in der Längsrichtung des ventral aufsteigenden Sitzbeinastes vom Tuber ossis ischii nach der Symphyse hin und endigen in der aponeurotischen Bedeckung der Ventralseite des Urogenitalkanals. Diesen paarigen Muskelhüllen der Crura clitoridis legen wir den Namen der Mm. ischio-cavernosi bei.

Ein Homologon des bei anderen Thieren beobachteten M. ischiourethralis suchten wir bei den weiblichen Catarrhinen in dem schmalen Spalt zwischen den breiten Sitzbeinhöckern vergeblich zu entdecken.

An unseren Präparaten von Cynocephalus anubis, Cercopithecus callitrichus und Inuus ecaudatus stellten wir fest, dass die bis hierher aufgeführten muskulösen Gebilde von außen her aus dem N. pudendus innervirt werden.

Weiterhin dehnen wir unsere Untersuchungen aus auf einige paarige Muskeln, die ihre Nerven von innen her aus dem Plexus ischiadicus erhalten. Eine bei allen unseren langgeschwänzten Exemplaren sehr kräftige Muskelmasse liegt auf beiden Seiten der Becken-

eingeweide und bildet einen Schlitz, durch welchen Enddarm und Urogenitalkanal aus der Beckenhöhle heraustreten. Die Fasern dieses Muskelkomplexes entspringen an der Innenfläche des Beckens und befestigen sich am Schwanz. Wir unterscheiden an dem Muskel auf jeder Seite drei Portionen, eine ventrale, laterale und dorsale. Dieselben sind am Ursprung stets deutlich getrennt. Nach den Knochentheilen, von denen sie ausgehen, benennen wir sie desshalb gesondert als M. pubo-caudalis, ilio-caudalis und sacro-caudalis. Die Scheidung zwischen den beiden ersten, also der ventralen und lateralen Portion, wird bewirkt durch Nerven und Gefäße, die den Canalis obturatorius passiren. Der Trennungspunkt entspricht annähernd dem Tuberculum ilio-pectineum, also der Grenze zwischen Os ilium und Os pubis. Ventrale und dorsale Ursprungsportion werden getrennt durch die großen Nervenplexus in der Gegend der Articulatio sacro-iliaca. Der M. pubo-caudalis entspringt von der Innenfläche des horizontalen und absteigenden Schambeinastes, fast in der ganzen Länge der Schambeinsymphyse. Bei den meisten Catarrhinen sehen wir zwischen den muskulösen Theil und den Ursprung des M. pubo-caudalis eine kräftige, relativ breite Sehne eingeschaltet. Diese ist besonders ausgeprägt im Bereich des absteigenden Schambeinastes längs der Symphyse. Mit ganz kurzer Sehne nehmen die Bündel des M. ilio-caudalis ihren Ausgang entlang der Linea arcuata interna des Os ilium. Der M. sacro-caudalis liegt auf der Innenfläche der Wirbelsäule zu beiden Seiten der Medianlinie. Sein Ursprung befindet sich am letzten Lendenwirbel, ferner auf den Seitentheilen des Os sacrum und wird vermehrt durch accessorische Ursprungsportionen von den Caudalwirbeln. Sämmtliche Fasern dieses Dreimuskelkomplexes begeben sich caudal- und medianwärts zur Befestigung am Schwanz. Je nach dem Ursprungsgebiet überwiegt bei den einzelnen Partien des Muskels die eine oder andere Verlaufsrichtung. Die Insertion gestaltet sich sehr verschiedenartig. Bei der Mehrzahl der Präparate geht ein großer Theil der am meisten ventral, also entlang der Symphyse entspringenden Fasern in die Wandung des Enddarmes über und besitzt auch Beziehungen zum Urogenitalkanal, resp. zu dessen Muskulatur. Der Rest des M. pubo-caudalis gelangt zum Schwanz nahe der Mittellinie und endet hier in der Schwanzfascie entsprechend dem dritten bis fünften Caudalwirbel. Er steht in Verbindung mit dem M. ilio-caudalis, dessen Bündel ebenfalls theilweise in die sehnige Bedeckung des Schwanzes ausstrahlen. Der Rest besitzt durch Austausch einzelner Muskelfasern

Beziehungen zum M. sacro-caudalis und löst sich mit diesem auf in eine große Anzahl schlanker, rundlicher Sehnen, die am Schwanz entlang ziehen und an der Ventralseite der Caudalwirbel nach einander sich befestigen.

Bei einzelnen Präparaten findet kein Übergang von Fasern des M. pubo-caudalis an das Rectum statt. Dann gelangt der ganze flache Muskel gemeinsam mit dem M. ilio-caudalis zur Insertion am Schwanz und ist nur durch straffes Bindegewebe fest verbunden mit Enddarm und Urogenitalkanal.

Inuus ecaudatus zeichnet sich aus durch einen ganz kurzen stummelförmigen Schwanz. Hier konstatiren wir etwas andere Verhältnisse. Ein M. sacro-caudalis ist repräsentirt durch einige ganz schwache Muskelbündel, die auf der Innenfläche der Wirbelsäule zur Seite der Medianlinie entlang ziehen. Sie inseriren an einer Aponeurose, die die Ventralseite des Schwanzstummels bedeckt. Der M. ilio-caudalis gleicht an Ursprung und Umfang dem der übrigen Katarrhinen. Er endigt in derselben Aponeurose wie der M. sacro-caudalis an den lateralen Theilen des Schwanzes, und mit ihm vereinigt der M. pubo-caudalis. Nur wenige Bündel des letzteren befestigen sich am Rectum. Seine Ursprungssehne erscheint bei Inuus ecaudatus relativ noch breiter als bei unseren übrigen Präparaten.

Weiterhin wird von innen her aus dem Plexus ischiadicus versorgt ein paariger quergestreifter Muskel, den wir als M. spinoso-caudalis bezeichnen. Wie aus dieser Benennung hervorgeht, entspringt derselbe in der Gegend der Spina ischiadica am dorsal aufsteigenden Sitzbeinast. Von hier aus zieht er median- und dorsalwärts dem Schwanz zu. Auf seinem Wege breitet er sich fächerförmig aus und inserirt an den Querfortsätzen der ersten drei Caudalwirbel. Bei Inuus ecaudatus ist er etwas schwächer als bei den übrigen Species.

Alle beobachteten weiblichen Katarrhinen besitzen ferner einen unpaaren glatten M. caudo-rectalis. Dieser löst sich auf der Dorsalseite des Rectum in der Mittellinie von der glatten Längsmuskulatur ab und verläuft caudal- und dorsalwärts zum Schwanz. An dessen Mittellinie gewinnt er Befestigung in der Höhe des vierten bis fünften Schwanzwirbels. Er ist bei den Katarrhinen relativ schwach und vollständig geborgen zwischen den Ansatzstellen des kräftig entwickelten Dreimuskelkomplexes.

Ein paariger glatter M. retractor cloacae ist nach unseren Untersuchungen bei den weiblichen Katarrhinen nicht vorhanden.

Am Becken der männlichen Katarrhinen konnten wir gegenüber dem der Weibchen keine Unterschiede auffinden, die für unsere Untersuchungen in Betracht zu ziehen wären. Es ist nicht auszuschließen, dass der Schambogen der Männchen auch hier enger ist als der der weiblichen Thiere, doch fällt dieser Umstand bei den Katarrhinen nicht derart ins Auge wie bei den Platyrrhinen, und können erst genaue vergleichende Messungen hierüber Aufschluss geben.

Sämmtliche Präparate waren in Alkohol konservirt, meist in gutem Erhaltungszustand. Nur Cercopithecus entellus, Inuus cynomolgus und Colobus guereza lagen als ganze Thiere vor, von allen übrigen war nur das isolirte Becken mit seinen Eingeweiden vorhanden.

Äußerlich bieten alle dasselbe Bild. Im Centrum der flachen Caudalseite öffnet sich der Enddarm, annähernd gleich weit entfernt vom Anfang des Schwanzes und den Gesäßschwielen. Letztere sind überall breit, nur bei Colobus guereza etwas kleiner als bei den übrigen. Zwischen den beiden Gesäßschwielen ist nahe der Symphyse nur ein ganz schmaler, von nicht verhornter Haut bedeckter Raum. Der Penis liegt an der Unterbauchgegend und ragt nach dem Kopf des Thieres hin gerichtet aus der Vorhaut heraus. Das Scrotum hängt etwa in der Mitte zwischen Gesäßschwielen und Glans penis von der Ventralseite herab.

Die innere Topographie der Eingeweide ist analog der der weiblichen Thiere. Der Enddarm hängt nicht aus dem Beckenausgang heraus, sondern die Analöffnung befindet sich in einer durch die beiden Gesäßschwielen gelegten Transversalebene. Das Rectum erscheint weder dorsal- noch ventralwärts umgeschlagen. Dagegen wendet sich der Urogenitalkanal beim Austritt aus dem Becken stark ventralwärts und passirt den sehr schmalen Arcus pubis. Innerhalb der Beckenhöhle lagern Enddarm und Urogenitaltractus nahe neben einander. Außerordentlich voluminös ist der Bulbus corporis spongiosi der Katarrhinen. Er füllt einen Raum, der lateralwärts von den beiden Tubera ischii, dorsal vom Enddarm begrenzt wird. Die Bulbi und Crura des Corpus cavernosum penis und damit auch letzteres selbst scheinen ganz außerhalb des Beckenausganges zu liegen. Sie entspringen von den in ventraler Richtung stark hervorragenden Tubera ischii und verlaufen desshalb nicht durch den spaltförmigen Arcus pubis, der allein durch den Canalis urogenitalis und dessen cavernöse Wandung ausgefüllt wird. Die beiden Crura penis ver-

einigen sich auf der Ventralfläche der Symphyse, und zwar annähernd in der Mitte zwischen deren cranialem und caudalem Rand. Da an dieser Stelle auch die Verbindung mit dem Corpus spongiosum erfolgt, so können wir erst hier die Wurzel des Penis annehmen. Demnach liegt die Ruthe der Katarrhinen vollständig außerhalb der Beckenhöhle. An der Unterbauchfläche des Thieres ist der kräftig entwickelte Penis in ziemlich weiter Ausdehnung durch die Haut des Scrotum fixirt.

Eine subcutane Muskulatur der Dammgegend ist bei sämmtlichen männlichen Katarrhinen ganz schwach und stellt einen M. sphincter ani subcutaneus dar. In der Umgebung des Enddarmes ist ein kräftiger ringförmiger Muskel vorhanden. Auf der Dorsalseite desselben ist keine Trennung durch eine Raphe nachweisbar, die Muskelfasern gehen direkt in einander über. Lockeres Bindegewebe und Fett füllt den zwischen Schwanzwurzel und Rectum vorhandenen Raum aus. Auf der Ventralseite des Enddarmes durchflechten sich die von beiden Seitenflächen herkommenden Muskelzüge in der Mittellinie. Von hier setzen sich wenige sehnigmuskulöse Stränge in ventraler Richtung fort und gewinnen Beziehungen zu der eng benachbarten Muskulatur des Urogenitalkanales. Wir werden bei deren Beschreibung näher hierauf zurückkommen.

Den quergestreiften Ringmuskel des Rectalendes benennen wir M. sphincter ani externus und führen die von hier ventralwärts ziehenden Bündel als gerade Verbindungszüge auf, ohne ihnen einen selbständigen Namen beizulegen.

Eine sehr kräftige Muskelmasse bedeckt den kolbigen Bulbus corporis spongiosi. Deren Fasern entspringen auf den beiden lateralen Flächen des Bulbus von einer Aponeurose, die dessen craniale, dem Beckeninneren zugewandte Seite bedeckt. Von dieser Ursprungslinie aus verlaufen sämmtliche Muskelbündel in transversaler Richtung. Sie umgreifen so den Bulbus und vereinigen sich auf dessen Caudalfläche in einer median gelegenen Raphe. Diese Muskelumhüllung erscheint, entsprechend der Gestalt des Bulbus, an dessen Beginn nahe dem Enddarm sehr breit. In ventraler Richtung verschmälert sie sich stark und endet als schmale Spitze im Arcus pubis zwischen den beiden Tubera ischii. Die spärlichen geraden Verbindungszüge heften sich größtentheils ebenfalls an der medianen Raphe dieses Muskels fest; nur einzelne Bündel senken sich zwischen die querverlaufenden Faserzüge ein.

Die Muskelbedeckung des Bulbus corporis spongiosi bildet im

Verein mit ihrer Ursprungsaponeurose auf der cranialen Fläche einen muskulös-sehnigen Ring um den Urogenitalkanal. Hieraus ergiebt sich die Benennung dieser Muskelmasse als M. sphincter urogenitalis externus mit der Nebenbezeichnung einer oberflächlichen Schicht.

Dieser steht zur Seite eine tiefe Schicht. Letztere ist bei den Katarrhinen außerordentlich schwach. Sie umgiebt in cirkulären Touren die sehr kurze Pars membranacea urethrae zwischen Bulbus corporis spongiosi und Prostata.

An der Stelle, wo die Pars membranacea in die Pars cavernosa urethrae sich einsenkt, finden wir auf jeder Seite der Mittellinie ein kugeliges, von kräftiger Muskelkapsel umgebenes Gebilde, das durch einen dünnen muskelfreien Stiel mit der Harnröhre in Verbindung steht. Im Inneren der Muskelhüllen entdecken wir drüsiges Parenchym. Wir haben hier die Cowper'schen Drüsen vor uns und belegen deren muskulöse Bekleidung mit dem Namen M. compressor glandulae Cowperi.

Straffes Bindegewebe verbindet die am meisten median gelagerten Theile der beiden Tubera ischii. Seine Fasern verlaufen einander parallel in transversaler Richtung und überbrücken den Spalt des Arcus pubis. Dabei überdecken sie die ventrale Spitze des oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus, zugleich auch einen Theil des Ursprungs eines paarigen Muskels, der die Crura des Corpus cavernosum penis einhüllt. Die Fasern gehen aus von den am meisten medial und ventral gelagerten Ecken der Sitzbeinhöcker. Sie entspringen hier mit kurzer Sehne und verlaufen in der Längsrichtung des Crus penis, für welches sie eine zum größten Theil muskulöse, nur auf dessen Ventralfläche sehnige Umkleidung bilden, durch welche das Crus am Tuber ischii befestigt wird. Die Muskelbündel endigen an der Vereinigungsstelle der beiden Crura in einer Aponeurose, die den Schaft des Penis bedeckt. Wir bezeichnen diese Muskeln zwischen Os ischii und Corpus cavernosum als Mm. ischio-cavernosi. Mit diesen letzteren am Ursprung eng verbunden nimmt ein anderer quergestreifter Muskel vom Tuber ossis ischii seinen Ausgang. Derselbe ist ebenfalls paarig und liegt auf der Ventralfläche des Penis, die dem Dorsum penis in der üblichen Bezeichnungsweise entspricht. Die Fasern verfolgen vom Ursprung einen schräg caudal- und medianwärts gerichteten Weg. An der Stelle, wo die Crura penis sich vereinigen, treffen auch die von beiden Seiten kommenden Muskeln in der Mittellinie auf einander und

verschmelzen. Von hier aus erscheinen sie fortgesetzt durch eine lange, schmale, bandförmige Sehne, die sich auf dem Penisrücken hinzieht bis zur Basis der Glans. Hier geht sie über in die aponeurotische Umhüllung des Penis. Die großen Venenstämme, die das Blut der männlichen Ruthe wieder dem rechten Herzen zuführen, werden von dem paarigen Muskel und seiner Endsehne bedeckt. Der Muskel ist besonders kräftig entwickelt bei Cynocephalus; bei den meisten anderen Formen ist er nur in Spuren nachweisbar, schien dagegen ganz zu fehlen bei Colobus guereza und Cercopithecus mona. Doch waren gerade diese Präparate nicht in sehr günstigem Erhaltungszustand, so dass aus unserem Befunde nicht mit absoluter Sicherheit auf das Fehlen dieses überhaupt sehr schwachen Muskels bei den genannten Formen geschlossen werden darf. Wir geben demselben den Namen eines M. levator penis und stellen ihn hierdurch deutlich gegenüber einem bei anderen Formen beschriebenen M. retractor penis, der sich bei diesen aus glatten Elementen zusammensetzt und auf der Dorsalseite des Penis verläuft. Zugleich aber auch müssen wir nochmals seinen Aufbau aus quergestreiften Muskelfasern betonen, um einer Verwechslung mit dem glatten M. levator penis der Prosimier vorzubeugen.

Denselben Muskel, den wir eben schilderten, beobachtete Cuvier[1] bei Cynocephalus. Bei Cercopithecus sabaeus dagegen will er einen anderen kleinen Muskel beobachtet haben, der wie beim Hunde von den Crura penis entspringt, sich aber nicht wie bei diesem durch eine mediane Zwischensehne, sondern hier direkt muskulös mit dem entsprechenden Muskel der anderen Seite verbindet. Er liegt dann auf der Ventralfläche des Penis, »et devrait servir à comprimer la veine dorsale«.

Bei Cynocephalus, Colobus guereza und Inuus cynomolgus konstatirten wir, dass alle bisher beschriebenen Muskeln der Katarrhinen von außen her aus dem N. pudendus innervirt werden.

Gegenbaur[2] fand bei Cynocephalus ein kräftiges paariges Muskelbündel, deren jedes aus einer oberflächlichen Schicht des M. sphincter ani sich ablöst und neben der entsprechenden Bildung der anderen Seite auf der Dorsalfläche des Penis hinläuft. Beide endigen an der Basis der Glans. Ich konnte bei meinen Präparaten eine ähnliche Beobachtung nicht machen.

Die von innen her aus dem Plexus ischiadicus versorgten Damm-

[1] l. c. 4, VIII. pag. 234. [2] l. c. 8b, II. pag. 195.

muskeln sind bei den männlichen Katarrhinen in derselben Gestalt wie bei den weiblichen vorhanden. Es handelt sich dabei um den paarigen Dreimuskelkomplex, der sich aus den Mm. pubo-caudalis, ilio-caudalis und sacro-caudalis zusammensetzt, sowie um den paarigen M. spinoso-caudalis. Desgleichen zeigte sich hier ein unpaarer glatter M. caudo-rectalis, der sich durch seine geringe Entwicklung auszeichnet. Ein glatter paariger M. retractor recti et penis wurde von uns bei männlichen Katarrhinen nicht festgestellt.

Dieser Befund ist um so auffallender, als nach Lartschneider[1] bei Papio sphinx der M. recto-coccygeus Treitz, also unser M. retractor recti, in denselben Verhältnissen aber »noch schöner« als beim Hund, darstellbar war.

Um eine vergleichend-anatomische Basis zu gewinnen für eine Bearbeitung der Dammgegend der Hylobatiden, hat Kohlbrügge[2] auch eine Anzahl von Katarrhinen in den Kreis seiner Untersuchungen einbezogen. Er legte die Dammmuskulatur frei bei Cercopithecus cynomolgus und Semnopithecus melalophus ♂, sowie Papio mormon ♀.

In einzelnen Punkten ist er zu den meinigen widersprechenden Resultaten gelangt. Bei allen drei Präparaten fand er den M. sphincter ani zusammengesetzt aus einer oberflächlichen und tiefen Schicht. Die erstere scheint zum großen Theil unseren M. sphincter ani subcutaneus zu umfassen, ferner diejenigen Ringfasern, die vollständig geschlossen den Enddarm umkreisen. Als tiefe Portion beschreibt Kohlbrügge weiterhin eine Muskelmasse, die nur der dorsalen und den beiden lateralen Flächen des Enddarmes angeschlossen ist, ventral aber sich fortsetzt und zum Urogenitalkanal in Beziehung tritt. Ich glaube annehmen zu können, dass diese Darstellung durch die Wahrnehmung unserer geraden Verbindungszüge veranlasst wurde. Bei Cercopithecus cynomolgus traten die vom Enddarm herkommenden Muskelbündel an die Pars membranacea urethrae und die Prostata heran, bildeten aber keinen Ring um die Harnröhre und gaben auch keine Fasern zu den Cowper'schen Drüsen ab. Kohlbrügge hebt also hier ausdrücklich hervor, dass ein M. sphincter urethrae sowie ein M. compressor glandulae Cowperi fehlt. Dieser auffallende Befund widerspricht auch der früher erwähnten Behauptung Cuvier's[3], dass überall die Cowper'schen Drüsen von einer Muskelkapsel umhüllt werden, sowie von Kobelt[4], dass bei allen Säugethieren wie beim

[1] l. c. 19. pag. 111. [2] l. c. 16. pag. 317 ff. [3] l. c. 4, VIII. pag. 183.
[4] l. c. 15. pag. 25.

Menschen die Pars membranacea urethrae in ihrer ganzen Länge von Kreisfasern umkleidet wird.

Bei Papio mormon ♀ befestigen sich die Faserzüge der tiefen Sphincterschicht zu beiden Seiten der Symphyse am Tuber ossis ischii. Ich habe Ähnliches nie beobachtet. Besser stimmt die Beschreibung der tiefen Sphincterschicht bei Semnopithecus melalophus mit unseren Befunden zusammen. Hier verschmelzen nämlich die Endfasern des tiefen M. sphincter nach medianer Durchkreuzung mit dem M. bulbo-cavernosus, der unserem oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus entspricht. Außerdem bestehen Zusammenhänge mit dem M. constrictor urethrae oder tiefen M. sphincter urogenitalis externus, sowie mit der Muskelkapsel der Cowper'schen Drüsen. Kohlbrügge betont, dass der M. constrictor urethrae mit den Beckenknochen nicht in Verbindung steht.

Ein von Kohlbrügge als M. diaphragmaticus beschriebenes Gebilde ist nichts Anderes als unser M. pubo-caudalis und ilio-caudalis. Er verhält sich verschieden bei dem kurzschwänzigen Papio gegenüber den langgeschwänzten Cercopithecus und Semnopithecus. Kohlbrügge lässt ihn an den Körpern des zweiten bis dritten Schwanzwirbels in der Mittellinie sich befestigen; nach unseren Beobachtungen reicht er weiter caudalwärts. Bei Papio ist der M. diaphragmaticus sehr fest mit dem Enddarm verbunden, ganz getrennt von diesem bei den beiden anderen Präparaten. In allen übrigen Punkten finden sich keine Differenzen unserer Angaben.

Kollmann[1] hat einen Theil unseres Dreimuskelkomplexes auch bei einigen Katarrhinen untersucht und beschrieben und ist im Ganzen zu denselben Resultaten gelangt. Er nennt von seinen Präparaten Cercopithecus sabaeus und Cercopithecus cynomolgus. Unser M. sacro-caudalis wird von ihm nur kurz erwähnt als M. flexor caudae. Im Übrigen gilt hier dasselbe, was wir schon bei Besprechung der Platyrrhinen aus einander setzten.

Auch unseren M. spinoso-caudalis schildert Kollmann als M. coccygeus in übereinstimmender Weise an seinen Präparaten. Er lässt ihn eben so wie bei den Platyrrhinen so auch hier am letzten Sacralwirbel und den drei ersten Caudalwirbeln inseriren. Sein Ansatz liegt nach Kohlbrügge nur an den drei ersten, nach Lartschneider dagegen am zweiten bis sechsten Schwanzwirbel.

Betreffs unseres M. sacro-caudalis bei Katarrhinen macht Lart-

[1] l. c. 17. pag. 198, 199.

SCHNEIDER[1] sehr ausführliche Angaben. Er stützt sich auf die Untersuchung folgender Exemplare: Cynocephalus hamadryas, Cynocephalus mormon, Papio sphinx, Cercopithecus callitrichus. Da er im weiteren Verlauf seiner Darstellung nur mehr die beiden erstgenannten erwähnt, darf ich wohl annehmen, dass er dieselben als Paradigmen für einen lang- und einen kurzgeschwänzten Affen gewählt hat.

LARTSCHNEIDER unterscheidet, wie wir auch bei anderen Autoren bereits früher gesehen haben, auf jeder Seite der Mittellinie an der Ventralfläche des Schwanzes zwei Mm. flexores caudae s. sacro-coccygei anteriores die er als M. depressor caudae lateralis s. longus s. M. flexorius caudae lateralis und als M. depressor caudae medialis s. M. flexorius caudae medialis s. M. infracoccygeus bezeichnet.

Der M. depressor lateralis entspringt bei Cynocephalus hamadryas zu beiden Seiten der Medianlinie fleischig »von einem Sehnenbogen, der an der ventralen Fläche des letzten Lendenwirbels angeheftet ist, ferner von der ventralen Fläche des Kreuzbeins und von den Querfortsätzen, beziehungsweise weiter caudal, wo dieselben bereits geschwunden sind, von den seitlichen Theilen der Schwanzwirbel bis beinahe zur Schwanzspitze hinaus«. Die von diesem Ursprungsgebiet ausgehende Muskelmasse endet in einer Anzahl schmaler Sehnen, die sich nach einander an den Seitentheilen der Schwanzwirbel befestigen.

Der M. depressor medialis liegt medial vom vorigen und stellt im Gegensatz zu diesem langen Muskel einen kurzen dar. Seine Fasern gehen aus »von dem hinteren Abschnitte der ventralen Fläche des letzten Kreuzwirbels, vom Lig. sacro-coccygeum anterius, von der dorsalen Fläche jener Sehnenplatte, mittels welcher sich der diesseitige M. pubo-coccygeus, mit dem von der anderen Seite kommenden verbunden, an die ventrale Fläche der ersten Schwanzwirbel anheftet. Außerdem entspringt dieser Muskel mit distal immer schwächer werdenden Bündeln von den Ventralflächen der Schwanzwirbel, und zwar von jenen Höckern, welche sich am proximalen und dorsalen Rande dieser Flächen befinden, um sich, nachdem er einen oder zwei Wirbel übersprungen hat, an der ventralen Fläche der betreffenden Wirbel zu inseriren«. Einen etwas anderen Befund stellte LARTSCHNEIDER bei dem kurzschwänzigen Cynocephalus mormon fest. Bei diesem finden sich nur neun Schwanzwirbel, von denen die letzten zwei stark reducirt sind. Eine Trennung zwischen M.

[1] l. c. 19. pag. 101—104.

depressor lateralis und medialis ist an diesem Präparat nicht durchführbar. Der vom letzten Lendenwirbel entspringende Theil des M. depressor lateralis fehlt dem Mandrill, dessgleichen die verschiedenartige Anordnung der einzelnen Portionen des M. depressor medialis. Aus der gemeinsam erscheinenden Muskelmasse lösen sich einzelne runde, dünne Sehnen ab, die seitlich am Schwanzrudiment sich befestigen.

Lartschneider hat die in Rede stehenden Verhältnisse sehr viel genauer geprüft als ich, da er durchaus andere Ziele verfolgte. Mir war hauptsächlich daran gelegen, Gleichartiges und offenbar Zusammengehöriges nicht ohne zwingende Gründe zu trennen, um die Darstellung nicht zu kompliciren. Einen durchgreifenden Unterschied in unseren beiden Beschreibungen habe ich nicht bemerken können.

Über seine Beobachtungen betreffs der Mm. pubo-coccygeus und ilio-coccygeus der Katarrhinen giebt Lartschneider keine nähere Auskunft. Er betont nur auch hier wieder, dass keine Fasern mit dem Enddarm in Verbindung treten, vielmehr alle zur Insertion am Schwanz gelangen. Wir haben bereits erörtert, dass dies im Widerspruch steht mit den Beobachtungen Kollmann's sowie auch mit den unsrigen.

Vergleichung und Ergebnisse.

Männliche wie weibliche Katarrhinen sind in einem sehr in die Augen springenden Punkt von allen anderen Thiergruppen unterschieden. Sie besitzen nämlich Gesäßschwielen an der Caudalfläche des Körpers, glatte verhornte Partien zu beiden Seiten der Mittellinie. Diese Gesäßschwielen setzen für ihre Bildung eine sehr auffallende Veränderung des Beckens voraus. Der ganze horizontale und wohl auch der größte Theil des ventral aufsteigenden Sitzbeinastes haben sich stark verbreitert zu einer ovalen Knochenplatte, die den Raum des Beckens in transversaler Richtung stark beschränkt. Vom ventral aufsteigenden Sitzbeinast ist auf jeder Seite nur ein ganz kurzes Stück übrig geblieben, das den engen, relativ niedrigen Arcus pubis begrenzt[1].

[1] Ich muss hier nochmals hervorheben, dass es mir durchaus fern liegt, in meinen Beckenvergleichungen eine Grundlage für die vergleichende Betrachtung des Beckens überhaupt zu geben. Der Zweck meiner Auseinandersetzung ist stets nur der, die vorliegenden Verhältnisse möglichst anschaulich zur Darstellung zu bringen. Ich bin mir völlig darüber klar, dass die Veränderungen

Diese mächtige Ausdehnung der Sitzbeinleisten sowohl nach innen hin, wie nach außen erscheint als der wesentlichste Faktor, der die eigenthümlichen Verhältnisse an der Dammmuskulatur der Katarrhinen hervorruft.

Der Enddarm sämmtlicher Katarrhinen hängt nicht aus dem Becken heraus und endet wie bei den männlichen Arctopitheken in einer durch die beiden Tubera ischii gelegten Ebene. Vom Schwanz ist er durch einen Zwischenraum getrennt. Der Urogenitalkanal verläuft durch die Beckenhöhle nahe neben dem Rectum, das er an Länge um ein bei Männchen und Weibchen verschieden großes Stück überragt. Diese Endpartie des Urogenitalkanals, die bei den weiblichen Thieren ziemlich kurz ist, biegt nach der Ventralseite um und lagert sich in den engen Arcus pubis. Anus und Vulva sind wegen der Kürze dieses Endstückes nur durch einen schmalen Zwischenraum getrennt. Die Lagebeziehungen von Rectum und Urogenitalsinus gestalten sich also bei den weiblichen Katarrhinen in ganz ähnlicher Weise wie bei den weiblichen Arctopitheken. Dem entsprechend finden sich auch an der Dammmuskulatur dieser beiden Thiergruppen vielfache Anklänge. Der M. sphincter cloacae subcutaneus ist bei den weiblichen Katarrhinen nicht mehr vorhanden. Hier hat sich nur ein schwacher M. sphincter ani subcutaneus erhalten, während die Züge in der Umgebung der Geschlechtsöffnung geschwunden sind, jedenfalls in Folge der Entwicklung der Gesäßschwielen, in deren Bildung das Integument auf beiden Seiten der Vulva zum größten Theil aufging. Der M. sphincter cloacae externus weiblicher Katarrhinen gleicht völlig seinem Homologon bei weiblichen Arctopitheken und im Besonderen bei Hapale albicollis, da er auf der Ventralseite des Urogenitalsinus durch eine Aponeurose geschlossen ist. Eine beginnende Trennung des gemeinsamen Schließmuskels in zwei gesonderte Sphincteren für Enddarm und Urogenitalkanal findet ihren Ausdruck in spärlichen Muskelbündeln, die jeden dieser Ausführwege allein umkreisen.

Der M. sphincter urogenitalis externus der Katarrhinen

---

am Becken in ganz anderer Weise vor sich gegangen sein können, als ich sie schildere. Außerdem beruhen meine Anschauungen nicht auf einer ontogenetischen Bearbeitung der einzelnen Becken, wozu mir das Material und auch der Raum innerhalb der vorliegenden Arbeit fehlte. Eine exakte Homologisirung der einzelnen Theile ist nur dann möglich, wenn an jugendlichen Becken die Grenzen zwischen den einzelnen dasselbe zusammensetzenden Knochen genau festgestellt wurden.

erscheint, wie überall so auch hier, als eine Fortsetzung des gemeinsamen Schließmuskels längs des Urogenitalkanals in das Becken hinein. Er besteht in seinem ganzen Umfang aus muskulösen Theilen, wie wir schon bei der Katze beschrieben und abgebildet haben.

Die Unterschiede des M. ischio-cavernosus der weiblichen Katarrhinen und desselben der Arctopitheken erklären sich leicht aus den geschilderten Verschiedenheiten der Becken. Wir könnten aus dem Ursprung dieses Muskels schließen, dass der starke Sitzbeinhöcker der Katarrhinen nur dem geringen Tuber ossis ischii der Arctopitheken homolog ist und der ventral aufsteigende Sitzbeinast lediglich sich verkürzte, nicht aber in die Bildung des Sitzbeinhöckers mit aufging. Die Muskelhülle der Crura clitoridis ist auch hier abzuleiten von dem primitiven M. ischio-cavernosus weiblicher Feliden, wie wir es bereits mehrfach erörterten. Dass ein M. ischio-urethralis den weiblichen Katarrhinen fehlt, kann uns nach unseren früheren Betrachtungen nicht überraschen, wenn wir überlegen, dass das Becken durch die starke Entfaltung der Sitzbeinhöcker gerade in seiner ventralen Hälfte ganz erheblich transversal verengt ist.

Bei allen bisher beschriebenen Thiergruppen fanden wir den Dreimuskelkomplex im Wesentlichen als Schwanzmuskel ausgebildet.

Als eine Ausnahme und den Beginn einer höheren Differenzirung sahen wir es an, wenn Theile aus dem M. pubo-caudalis nicht mehr am Schwanz sich befestigten, sondern Anschluss gewannen an die Wandung des Rectum und dessen Sphinctermuskel. Bei den Katarrhinen fällt uns nun auf, dass gerade der zuletzt beschriebene Befund der häufigere ist, indem die am meisten medial gelegenen, längs der Symphyse entspringenden Theile des M. pubo-caudalis mit der Muskulatur des Enddarmes sich verbinden. Nur an wenigen Präparaten ließen sich sämmtliche Fasern dieses Muskels bis zur Insertion am Schwanz verfolgen. Überall sehen wir zwischen die Ursprungslinie und den eigentlich muskulösen Theil des M. pubo-caudalis eine breitere Ursprungssehne eingeschaltet, die besonders an den in der Länge der Symphyse entspringenden Partien stark entwickelt ist. Wir sehen darin einen Hinweis, dass der M. pubo-caudalis seine Wirkung auf den Schwanz einbüßt und vorläufig nur zum Theil in funktionelle Beziehung zum Enddarm tritt. Das Auftreten einer breiten Ursprungssehne fassen wir mit Kollmann als eine Reduktionserscheinung auf, die wohl begreiflich ist, da die Arbeitsleistung des M. pubo-caudalis als Schwanzmuskel eine erheblich größere sein muss, als wenn er nur den Enddarm an die Symphyse heranzieht.

Bei Inuus ecaudatus war entsprechend der Verkümmerung des Schwanzes vor Allem der M. sacro-caudalis reducirt, dagegen die beiden anderen Portionen des Dreimuskelkomplexes wohl erhalten. Die Fasern des M. pubo-caudalis endeten sämmtlich am Schwanz und waren nicht mit der Wandung des Enddarmes und dessen Muskulatur verschmolzen.

Diese Beobachtung ist wohl geeignet eine Bemerkung Kohlbrügge's[1] zu beleuchten. Derselbe hat festgestellt, dass bei dem kurzschwänzigen Papio mormon die medialen Partien seines M. diaphragmaticus in festerer Verbindung mit dem Enddarm stehen als bei seinen übrigen Katarrhinen. Daher macht er folgende Reflexion: »Gewiss ist die Schlussfolgerung erlaubt, die Verkürzung des Schwanzes als die Ursache — der engeren Verbindung — mit dem Enddarm aufzufassen.« Meiner Ansicht nach sind beide Erscheinungen vollkommen unabhängig von einander. Dasselbe sagt uns auch die Beobachtung, dass bei manchen langgeschwänzten Affen, sogar beim Hund bereits, Theile des M. pubo-caudalis in engster Verbindung mit dem Enddarm stehen.

Der M. spinoso-caudalis auch der Katarrhinen ist in Übereinstimmung mit der Länge des Schwanzes kräftig entwickelt und dient lediglich der seitlichen Bewegung des Schwanzes. Seine schwächere Ausbildung bei Inuus ecaudatus entspricht der Verkürzung des Schwanzes. Die glatte Dammmuskulatur der Katarrhinen ist nicht verschieden von den homologen Bildungen der Arctopitheken und Platyrrhinen. Der paarige M. retractor cloacae fehlt auch hier. Zu gleicher Zeit besteht eine Trennung zwischen Enddarm und Schwanzwurzel.

Für das Becken der männlichen Katarrhinen gelten unsere früheren Auseinandersetzungen bei den weiblichen Thieren. In Folge der starken Entfaltung der Sitzbeinhöcker treten bei den Männchen sehr erhebliche Verschiedenheiten von anderen Befunden in der Anordnung der Geschlechtsorgane hervor. Dadurch, dass die Tubera ossis ischii, an deren ventraler Ecke die Crura penis befestigt waren, sich nach der Mittellinie hin verbreiterten und auch eine Ausdehnung in ventraler Richtung erfuhren, wurden die Crura penis ebenfalls stark ventralwärts verschoben und liegen schließlich ganz außerhalb des Beckens. Der sehr voluminöse Bulbus corporis spongiosi dagegen blieb innerhalb des Beckenausganges zurück und verbindet

[1] l. c. 16. pag. 320.

sich mit dem Penis durch ein schmales Corpus cavernosum urethrae, das den engen Spalt des Arcus pubis völlig ausfüllt. Ich denke mir also, dass die Tubera ischii bei ihrer Entfaltung nach allen Seiten hin die innerhalb des Arcus pubis sich vereinigenden Theile des Penis nach verschiedenen Richtungen aus einander drängten, so dass der Bulbus corporis spongiosi dorsal, die Crura und Bulbi corporis cavernosi penis ventral von dem verengten Arcus pubis zu liegen kommen. In ähnlicher Weise spricht sich auch Cuvier aus[1]. An der Dammmuskulatur männlicher Katarrhinen zeigen sich nur wenige Eigenthümlichkeiten. In Folge der transversalen Verengerung des Beckens und der voluminösen Entwicklung des Bulbus corporis spongiosi liegt letzterer dem Enddarm nahe an und die geraden Verbindungszüge zwischen M. sphincter ani externus und oberflächlichem M. sphincter urogenitalis externus sind sehr kurz. Der tiefe M. sphincter urogenitalis externus ist schmal und schwach, entsprechend der Kürze der Pars membranacea urethrae. Der M. compressor glandulae Cowperi hat sich vollständig gesondert, wie wir es bereits mehrfach beobachteten.

Eine sehr auffallende Bildung ist der quergestreifte paarige M. levator penis, den wir allein bei männlichen Katarrhinen fanden. Wir müssen desshalb sein Auftreten in Verbindung bringen mit der Verbreiterung der Tubera ischii und der damit im Zusammenhang stehenden ausgedehnteren Fixirung der Peniswurzel am Abdomen. Der Muskel hat denselben Ursprung wie der M. ischio-urethralis und wendet sich wie dieser nach der Mittellinie hin, um daselbst an einer gemeinsamen Sehne sich zu befestigen. Die abweichende Lage des M. levator penis außerhalb des Beckens, sein schräg median- und caudalwärts gerichteter Verlauf und die Befestigung seiner verlängerten Endsehne nach der Spitze des Penis hin sind aus den beiden oben erwähnten Faktoren, die auch neue funktionelle Bedingungen schufen, zu erklären.

Wir halten demnach den M. levator penis der Katarrhinen für ein Homologon des M. ischio-urethralis der Carnivoren etc.

In allen übrigen Punkten besitzen die Dammmuskeln der männlichen Katarrhinen keine von anderen Befunden abweichenden Eigenschaften und bedürfen desshalb keiner gesonderten Besprechung und Aufklärung.

---

[1] l. c. 4, VIII. pag. 215.

Anthropoïden.

Befund.

Übersicht der untersuchten Species.

Pithecus satyrus ♀ 2,
Troglodytes niger ♀ 1,
Troglodytes Gorilla ♂ 1,
Hylobates variegatus ♂ 1.

Die beigefügten Zahlen bezeichnen die Anzahl der von jeder Species untersuchten Exemplare.

Das Becken der Anthropoïden setzt sich aus den uns bereits bekannten drei paarigen Knochentheilen zusammen. Die beiden absteigenden Schambeinäste sind in einer langgestreckten medianen Symphyse mit einander verbunden. Vom caudalen Ende der Symphyse divergiren nach beiden Seiten die Sitzbeinleisten. An diesen ist ein horizontaler und ventral aufsteigender Ast nicht deutlich zu trennen. Beide bilden mit einander einen flachen, caudalwärts konvexen Bogen. Der Arcus pubis ist breit und flach und nicht scharf begrenzt. Der Schwanz ist sehr stark reducirt. LARTSCHNEIDER[1] konstatirte beim Schimpanse und Orang je fünf Kreuzwirbel, ferner bei ersterem fünf, bei letzterem vier Steißwirbel. Ich selbst fand an dem Skelet eines jugendlichen Schimpanse vier Kreuz- und sechs Steißwirbel. Die Darmbeine sind langgestreckt, nicht breit wie beim Menschen. LARTSCHNEIDER[1] hat in eingehender Weise das Becken des Orang und Schimpanse in Rücksicht auf die Lage des Kreuz- und Steißbeines zu den anderen Theilen untersucht und mit dem des Menschen verglichen. Aus seinen Auseinandersetzungen heben wir folgende Punkte hervor: Es — »geht eine Gerade, mit welcher man die beiden Spinae ischiadicae mit einander verbindet, beim Menschen durch die Mitte des ersten Steißwirbels, während eine entsprechende, durch die beiden Spinae ischiadicae des Beckens eines Schimpanse gezogene Gerade durch das distale Ende des vierten Steißwirbels geht. Aus diesen Verhältnissen ergiebt sich die eigenthümliche Form des Beckenausganges der anthropoïden Affen, indem dort, wie überhaupt am ganzen Becken, die transversalen Durchmesser von den sagittalen Durchmessern bedeutend übertroffen werden.«

Es erhellt hieraus, dass das Ende der Wirbelsäule bei Anthro-

[1] l. c. 19. pag. 117—121.

poïden erheblich cranial liegt von einer durch die Tubera ossis ischii gelegten Ebene.

Betrachten wir den Beckenausgang von der caudalen Seite her, so sehen wir die Sitzbeinleisten stark nach außen, lateralwärts gewandt. Der von ihnen an der Symphyse eingeschlossene Winkel ist erheblich größer als ein rechter, der Beckenausgang demnach in transversaler Richtung nicht verengt. Wenn aber trotzdem nach den Messungen LARTSCHNEIDER's die Conjugata transversalis erheblich kleiner ist als die Conjugata diagonalis, so ist dies auf Rechnung einer Verlängerung des sagittalen Beckendurchmessers zu setzen. Eine solche wurde bedingt durch die starke Reduktion des Schwanzes im Vergleich zu den übrigen Affen. Das dorsale Ende jeder Sitzbeinleiste weist eine mäßige Wulstung auf, das Tuber ossis ischii. Eine Spina ischiadica findet sich am dorsal aufsteigenden Sitzbeinast in geringer Ausbildung.

Bei der äußeren Betrachtung des hinteren Körperendes der Anthropoïden fällt uns auf, dass sich hier keine caudale Fläche vorfindet wie bei den übrigen von uns untersuchten Thieren. Vielmehr scheinen die dorsale und ventrale Seite des Körpers caudalwärts zu konvergiren und in spitzem Winkel zusammenzutreffen. Dieser Winkel entspricht etwa den stark lateralwärts gewandten Sitzbeinkanten. In der Mittellinie des Körpers bezeichnet das caudale Ende der Schambeinsymphyse den am weitesten caudal gelegenen Punkt, auf beiden Seiten aber die Tubera ossis ischii. Die caudale Körperfläche der übrigen Thiere wird bei den Anthropoïden repräsentirt durch das am meisten caudal gelegene Sechstel der Rückenfläche. Wir finden gegen das hintere Ende des Rückens in der Mittellinie einen kleinen sich fest anfühlenden Vorsprung. Dieser entspricht dem Ende des Steißbeines. Von hier aus caudal sehen wir auf beiden Seiten symmetrisch je einen etwas kleineren, hart anzufühlenden Vorsprung. Dieser wird verursacht durch das dorsale Ende jedes Tuber ossis ischii. Verbinden wir diese beiden festen Punkte durch eine gerade Linie, die also transversal den Thierkörper durchzieht, so treffen wir in deren Mitte in der Medianlinie die Analöffnung. Diese ist durch einen ziemlich breiten Zwischenraum getrennt von dem Ende des Steißbeines. Caudal vom Anus, diesem eng benachbart, liegt die Vulva bei den weiblichen Thieren, die wir zuerst betrachten wollen. Am caudalen Rand der rundlichen Geschlechtsöffnung ragt, noch immer auf der Rückenfläche des Thieres, die mäßig entwickelte Clitoris hervor. Wenig caudal von dieser können

wir den Rand des flachen Arcus pubis durchtasten und hier liegt die Übergangsstelle von der Rücken- zur Bauchfläche des Thierkörpers.

Wir halten also fest, dass Anus und Vulva nahe neben einander auf der Rückenfläche, nahe an deren caudalem Ende, sich nach außen öffnen. Diese eigenartige äußere Anordnung ist begründet durch folgende innere Lageverhältnisse. Bei deren Schilderung gehen wir aus von einer Linie, die das caudale Ende der Schambeinsymphyse mit dem letzten Steißbeinwirbel verbindet, also der Conjugata diagonalis des Beckenausganges. Diese bildet mit der Längsachse des Thierkörpers einen sehr spitzen Winkel. Enddarm und Urogenitalkanal durchlaufen das Becken nahe neben einander annähernd in der longitudinalen Achse. Sie bleiben auch bis an das Ende verbunden. Ihre Außenmündungen liegen in der Conjugata des Beckenausganges. So erklärt es sich, dass der Anus eine craniale, die Vulva eine caudale Stelle einnimmt. Enddarm wie Urogenitalsinus sind weder dorsal noch ventral umgeschlagen. Die Scheide ist demnach nicht wie bei anderen Thieren in den Arcus pubis gebettet. Sie liegt aber während ihres Verlaufes durch das Becken der Schambeinsymphyse nahe an, während der Enddarm von der Schwanzwirbelsäule durch einen Zwischenraum getrennt ist.

Die Dammmuskulatur der weiblichen Anthropoïden zeigt einen Grundtypus, der bei allen Präparaten wiederkehrt, wesshalb wir die Beschreibung unserer Befunde an beiden Species zusammenfassen können. Einzelne Differenzen sind nur in geringem Grade ausgeprägt.

In der Umgebung der nahe bei einander liegenden Mündungen von Urogenital- und Darmsystem findet sich ein breiter, flacher Muskelring direkt unter der Haut. Seine Züge umschließen beide Öffnungen zugleich. Die Fasern dieses oberflächlichen Muskels stehen in engster Beziehung zur Haut und finden an dieser Ursprung und Ansatz. Sie sind nicht sämmtlich in regelmäßigen cirkulären Touren angeordnet, sondern durchkreuzen und durchflechten sich viel und laufen nicht nur dorsal und ventral, sondern auch seitlich von Anus und Vulva in das Integument aus. Eine bilateral-symmetrische Anordnung ist nicht deutlich wahrnehmbar. Der oberflächliche Schließmuskel ist nicht scharf zu trennen von einem tieferen, mehr nach der Beckenhöhle zu gelegenen ringförmigen Muskel. Wir bezeichnen ihn aber doch gesondert als M. sphincter cloacae subcutaneus. Wie in früheren Fällen, so bedienen wir uns auch hier der Benennung als Sphincter cloacae, um damit zum Ausdruck zu bringen,

dass die Fasern des Muskels Geschlechts- und Analöffnung gemeinsam umgeben. In demselben Sinne stellt sich auch der tiefer gelegene Muskel als ein M. sphincter cloacae dar, den wir durch das Beiwort externus noch genauer charakterisiren und ihn so einem als internus zu benennenden glatten Muskel gegenüberstellen. Der M. sphincter cloacae externus wird repräsentirt durch eine mächtige Muskelmasse. Diese erscheint besonders breit auf der Dorsalseite des Rectum. Auf dem Wege von hier aus über die beiden lateralen Flächen von Enddarm und Urogenitalsinus ventralwärts verschmälern sich die beiden Muskelbänder etwas und gehen dann auf beiden Seiten in eine Aponeurose über, die auf der Ventralfläche des stark hervortretenden Corpus cavernosum clitoridis liegt. Diese aponeurotische Bedeckung des Schwellkörpers der Clitoris erscheint als Zwischensehne in die Muskelmasse eingeschoben und schließt derart den Ring. Einzelne der am weitesten cranial, nach der Beckenhöhle zu, gelegenen Fasern befestigen sich auch am Knochen in der Gegend der Symphyse. Auf der Dorsalseite dieses Ringmuskels ist keine Raphe nachweisbar. Die Muskelfasern gehen ohne sichtbare Trennung direkt in einander über.

Bei unserem Präparat von Troglodytes niger erschien der M. sphincter cloacae externus auf beiden Seiten im Bereich des Urogenitalkanales ziemlich stark hervorgewölbt durch ein kräftiges kugeliges Gebilde. Dasselbe stellt den Bulbus vestibuli, die paarige Anlage eines Corpus spongiosum, dar. Von dem cranialen Rand der Muskelbedeckung dieses Bulbus zieht ein scharf gesonderter, straff sehniger Strang, dem wenige Muskelfasern beigemengt sind, nach beiden Seiten hin und befestigt sich am Sitzbein in der Gegend des Überganges zum Arcus pubis. Im Bereich des voluminösen Bulbus vestibuli ist der M. sphincter cloacae externus dem Sitzbein stark genähert. In dieser Gegend, in dem Zwischenraum zwischen Symphyse und dem genannten paarigen Sehnenstrang, gelangen zahlreiche dünne Fasern, die aus dem Sphinctermuskel sich loslösen, zur Befestigung an diejenigen Theile des Sitzbeines, die die Schenkel des Arcus pubis bilden. Wir geben diesen vielfach variirenden Bildungen keinen besonderen Namen. Beim Orang ist die Lage des Bulbus vestibuli nur durch eine ganz geringe Prominenz angedeutet. Statt des straffen, sehnigen Stranges finden wir hier auf jeder Seite ein schmales Muskelband, das von der inneren Beckenfläche des Sitzbeines am Übergang zum Schoßbogen entspringt, direkt medianwärts zieht und hier zwischen Enddarm und Sinus urogenitalis in

den M. sphincter cloacae externus sich einsenkt. Wegen seines rein transversalen Faserverlaufes geben wir diesem Muskel den Namen eines M. transversus perinei.

Im Bereich des Urogenitalkanales sehen wir den M. sphincter cloacae externus noch weiter als in der Cirkumferenz des Enddarmes in cranialer Richtung nach der Beckenhöhle hinein fortgesetzt. Spärliche dünne Muskelzüge umgreifen als schmales Band einen Theil der Scheide und die kurze Harnröhre gemeinsam. Dieselben stellen keinen völligen Ring dar, da auf der dorsalen, dem Rectum zugewandten Seite die muskulösen Theile fehlen. Trotz seiner geringen Entfaltung bezeichnen wir dieses muskulöse Gebilde gesondert als M. sphincter urogenitalis externus.

Das Corpus cavernosum clitoridis baut sich auf aus zwei divergirenden Crura, die durch eine kräftige Muskelumhüllung am Sitzbein befestigt werden, und zwar nahezu in der ganzen Länge jedes Schoßbogenschenkels. Die Muskelfasern entspringen auf jeder Seite am Übergang des Sitzbeines in den Arcus pubis und verlaufen im Wesentlichen in der Längsrichtung der Knochenleiste über das von ihnen umhüllte Crus nach der Symphyse hin. Die Muskelkapsel und damit auch die Crura sind in ausgedehnter Weise am Sitzbein fixirt und nur die nächste Umgebung der Symphyse bleibt frei. Ganz nahe, nämlich der Symphyse, biegen die Crura corporis cavernosi nach der Mittellinie hin und vereinigen sich daselbst. Die Muskelmasse, die wir als M. ischio-cavernosus bezeichnen, endet an der bereits erwähnten Aponeurose auf der Ventralfläche des Corpus cavernosum clitoridis.

Wie wir an einem unserer Präparate von Pithecus satyrus feststellten, werden die bis hierher beschriebenen muskulösen Theile von außen her aus dem N. pudendus innervirt. Diesen gegenüber stehen einige Muskeln, die ihre Nerven von innen her aus dem Plexus ischiadicus erhalten.

Auf beiden seitlichen Flächen sehen wir den Enddarm überdeckt von einer Muskelplatte, die aus dem Becken herauszieht und dorsal vom Rectum in der Mittellinie mit der entsprechenden Bildung der anderen Seite zusammentritt. Die Fasern dieses paarigen Muskels gehen aus von einer breiten, sehr dünnen Ursprungsaponeurose, die an der Innenseite des Beckens längs der Linea innominata befestigt ist. Dieselbe beginnt in der Gegend der Articulatio sacroiliaca, erstreckt sich längs der Linea arcuata interna des Os ilium, dann weiter entlang am horizontalen und absteigenden Schambeinast

bis zum caudalen Ende der Schambeinsymphyse. Beim Orang beobachtete ich auch jederseits einen Muskelstrang, der von der Innenfläche der Spina ischiadica ausgeht. Bei unserem Exemplar vom Schimpanse gingen Muskelfasern nur von der dem Os pubis zugehörigen Ursprungsaponeurose aus, während der am Os ilium entspringende Theil sehnig blieb. Sämmtliche Muskelfasern von diesem ziemlich ausgedehnten Ursprungsgebiet konvergiren nach dem Steißbein hin. An dessen seitlichen Theilen gelangen aber nur die vom Os ilium und der Spina ischiadica entspringenden Muskelfasern, resp. bei Troglodytes niger nur die entsprechende Aponeurose zur Befestigung. Derjenige Theil des Muskels, der vom horizontalen Schambeinast ausgeht, bildet bei Pithecus satyrus eine Schlinge um den Mastdarm und vereinigt sich in der Mittellinie mit den entsprechenden Partien der anderen Seite. Die Muskelfasern gehen direkt in einander über und es findet sich hier keine Andeutung einer früher bestandenen Trennung. Die am weitesten medial gelegene Portion des Muskels, also ein großer Theil der längs der Symphyse entspringenden Bündel, gelangt beim Orang nicht bis zur Dorsalseite des Enddarmes, sondern verbindet sich auf beiden Seiten mit den Wandungen des Rectum und verschmilzt hier auch mit dem M. sphincter cloacae externus. Etwas anders ist der Befund beim Schimpanse. Hier konnten wir keinen Übergang von Fasern an die Wandung des Rectum und den Sphinctermuskel konstatiren. Vielmehr ziehen alle zusammen bis auf die dorsale Fläche des Enddarmes und befestigen sich hier von beiden Seiten her an einen breiten Sehnenstreif, der in der Medianlinie von der Spitze des Steißbeines nach der Analöffnung hinzieht. Nach den beiden Knochentheilen, die diesem anscheinend einheitlichen Muskel zum Ursprung dienen, unterscheiden wir an demselben zwei Portionen, die wir gesondert, und zwar als M. pubo-caudalis und ilio-caudalis benennen.

Der im Wesentlichen am Os coccygis sich inserirende M. iliocaudalis wird nahe seinem Ansatz auf seiner dorsalen Fläche überlagert von einer dünnen, dreieckigen, sehnig-muskulösen Masse, die vom dorsal aufsteigenden Sitzbeinast in der Gegend der Spina ischiadica entspringt und unter fächerförmiger Ausbreitung an den seitlichen Partien der Steißwirbel sich anheftet. Die muskulösen Elemente dieses Muskels treten gegenüber den straff-sehnigen bedeutend zurück. Wir bezeichnen denselben als M. spinoso-caudalis.

Einen sehr schwachen paarigen Muskel beobachteten wir an der

Innenfläche des Kreuzbeines nur bei einem unserer Präparate von Pithecus satyrus. Seine Fasern entspringen auf beiden Seiten der Mittellinie vom vierten Kreuz- und den folgenden zwei bis drei Wirbeln. Der vereinigte Muskelbauch tritt in den schmalen Raum zwischen den Endsehnen des M. spinoso-caudalis und ilio-caudalis und befestigt sich an der Seite des vierten bis fünften coccygealen Wirbels. Einzelne oberflächlich liegende Bündel gehen auch in eine Aponeurose über, die die Innenfläche des Steißbeines überzieht. Diesen dürftig entwickelten Muskel benennen wir als M. sacro-caudalis. Bei unserem zweiten Exemplar vom Orang fand sich keine Spur desselben, während er beim Schimpanse einseitig durch einige dünne Muskelzüge, deren Verlauf nicht genau festzustellen war, angedeutet wurde.

Von einer glatten Muskulatur in der Dammgegend weiblicher Anthropoïden gelang es mir nicht, eine Spur nachzuweisen.

Von männlichen Anthropoïden standen mir zur Präparation zwei jugendliche Exemplare zur Verfügung, ein Troglodytes Gorilla und ein Hylobates variegatus.

Das Becken des Gorilla stellte sich ganz ähnlich dar, wie das der beiden beschriebenen weiblichen Species. Hylobates dagegen ähnelt in der Gestaltung seiner Sitzbeine sehr den übrigen Katarrhinen. Wie bei letzteren, so sind auch bei Hylobates die Tubera ossis ischii zu einer breiten ovalen Platte ausgedehnt, deren ventrale Ecken nur einen schmalen spaltförmigen Arcus pubis zwischen sich lassen. Die ventral aufsteigenden Sitzbeinäste sind sehr kurz, demnach der Schoßbogenspalt ziemlich niedrig, besonders im Vergleich zu der langgestreckten Schambeinsymphyse. Der Schwanz ist auch bei diesen beiden Formen bis auf ein ganz kurzes Rudiment geschwunden.

Wie bei den weiblichen Anthropoïden, so liegt auch bei unseren beiden männlichen Präparaten die Analöffnung am caudalen Ende der Rückenfläche des Thieres. Sie entspricht der Mitte einer Verbindungslinie zwischen den beiden dorsalen Ecken der Tubera ossis ischii. Entsprechend der starken Entfaltung der Sitzbeinhöcker zeichnet sich Hylobates vor den übrigen Anthropoïden auch äußerlich durch den Besitz von Gesäßschwielen aus. Caudal von der Analöffnung erstreckt sich eine behaarte Hautfläche bis zur Übergangsstelle in die Bauchseite des Thieres. Am caudalen Ende der letzteren befindet sich das Scrotum, an dessen cranialem Rand in der Mittellinie der Penis aus der Vorhaut sich erhebt.

Die innere Lagerung des Enddarmes ist dieselbe bei männlichen wie weiblichen Thieren. Innerhalb der Beckenhöhle verlaufen Urogenitalkanal und Enddarm nahe neben einander, trennen sich aber am Beckenausgang, da der sehr viel längere Urogenitalkanal sich ventralwärts wendet und in den Arcus pubis einbettet. Der Penis liegt bei Hylobates vollständig außerhalb des Beckens, ganz in derselben Weise wie wir es früher bei den Katarrhinen beschrieben. In dem Raum zwischen Enddarm und Symphyse ist nur der Bulbus corporis spongiosi gelagert, der sich verschmälert als Corpus spongiosum durch den engen Arcus pubis nach der Bauchseite hin fortsetzt. Die Crura penis entspringen auf beiden Seiten an den ventralen Ecken der mächtigen Tubera ossis ischii, also außerhalb des Beckens und vereinigen sich unter einander und mit dem Corpus spongiosum auf der Ventralfläche der Symphyse. Von hier an ist eigentlich erst der Beginn des Penis zu rechnen. Nur die Wurzel der Ruthe ist durch die Haut des Scrotum an der Unterbauchgegend befestigt, der übrige Theil dagegen frei.

Rings um die Analöffnung, direkt unter der Haut gelegen, finden wir quergestreifte Muskelzüge, denen zum größten Theil das Integument sowohl Ursprungs- wie Ansatzstelle bietet. Die Fasern sind ziemlich unregelmäßig angeordnet und durchflechten sich vielfach. Sie strahlen sowohl dorsal und ventral wie auch zu beiden Seiten des Anus aus. Als Ganzes stellen sie jedoch einen subcutanen ringförmigen Schließmuskel des Afters dar, den wir als M. sphincter ani subcutaneus bezeichnen. Derselbe ist recht kräftig beim Gorilla, sehr viel schwächer bei Hylobates entfaltet. In der Richtung nach der Beckenhöhle zu steht der subcutane Muskel durch reichlichen Faseraustausch in engster Verbindung mit einem tiefer gelegenen kräftigen Muskel, der zum größten Theil in geschlossenen ringförmigen Touren das Endstück des Rectum umgiebt. Dorsal wie ventral ist an dem Muskel keine trennende Raphe nachzuweisen, die Fasern gehen überall direkt in einander über. Anders gestalten sich allein die am weitesten cranial gelegenen Randpartien der Muskelmasse. Hier ist die Ringbildung keine vollständige und die Fasern umschließen nur die dorsale und die beiden seitlichen Flächen des Enddarmes. Auf der Ventralseite dagegen setzen sie sich in gerader Richtung fort und treten mit der Muskulatur des Urogenitalapparates in Verbindung, wie wir später noch ausführlicher darstellen werden. Einzelne Faserzüge ziehen auch zu beiden Seiten der Harnröhre bis zur Symphyse hin, wo sie sich befestigen. Aus diesen vom tiefen

Schließmuskel des Afters herstammenden geraden Verbindungszügen löst sich auf jeder Seite ein schmaler Muskelstrang ab, der in transversaler Richtung den Beckenausgang durchquert und an der Innenfläche des Sitzbeins in der Gegend des Übergangs zum Arcus pubis inserirt, bei Hylobates also an der medialen Ecke des verdickten Tuber ossis ischii. Das letztgenannte zarte Muskelgebilde bezeichnen wir wegen seines vorwiegend transversalen Faserverlaufs als M. transversus perinei, während wir dem tiefen Ringmuskel des Afters, mit dem dieser quere Dammmuskel innig zusammenhängt, den Namen eines M. sphincter ani externus geben.

Die divergirenden Crura penis sind in der schon angegebenen Weise am Sitzbein fixirt durch eine kräftige muskulös-sehnige Umhüllung, die wir wegen ihrer Beziehungen zu Sitzbein und Corpus cavernosum M. ischio-cavernosus benennen. Dessen Fasern entspringen beim Gorilla vom größten Theil jedes Schoßbogenschenkels und verlaufen im Wesentlichen in dessen Längsrichtung bis nahe zur Symphyse herab. Hier vereinigen sich dann die beiden Crura und die Muskelfasern laufen an der Peniswurzel in deren aponeurotische Bedeckung aus. Der M. ischio-cavernosus von Hylobates besitzt ein weniger ausgedehntes Ursprungsgebiet und geht aus lediglich von der ventralen Ecke des Tuber ossis ischii und dem relativ viel kürzeren ventral aufsteigenden Sitzbeinast, der den niedrigen Arcus pubis begrenzt. Im Übrigen verhält er sich, was Faserverlauf und Insertion betrifft, übereinstimmend.

Der Bulbus corporis spongiosi und der Anfangstheil der zum Penis vereinigten Schwellkörper wird bedeckt von einer mächtigen Muskelmasse, die zwischen den beiden Mm. ischio-cavernosi, zum Theil innerhalb des Schoßbogens gelagert ist. Dieser Muskel ist paarig angeordnet. Er entspringt caudal von der Aponeurose des Penis zu beiden Seiten der Mittellinie. Die Ursprungslinie greift dann etwas auf die laterale Fläche des Corpus spongiosum und dessen Bulbus über und erstreckt sich so in das Becken hinein bis zum Anfang dieser kolbigen Anschwellung des Harnröhrenschwellkörpers. Die von diesem bilateralen Ursprungsgebiet ausgehenden Muskelfasern konvergiren nach einem Sehnenstreifen, der in der Mittellinie auf der dorsalen Fläche des Bulbus corporis spongiosi liegt. An diesem befestigen sie sich von beiden Seiten her. Die Länge dieses Sehnenstreifens entspricht nur der halben Länge der Ursprungslinie. Demnach weisen die hier zur Befestigung gelangenden Muskelfasern einen sehr verschiedenen Verlauf auf. Die auf den lateralen Flächen des Bulbus

entspringenden Bündel richten sich direkt medianwärts in transversalem Verlauf, während die am weitesten caudal ihren Ursprung besitzenden Fasern nahezu parallel der Längsachse des Penis gelagert sind. An den zwischen diesen beiden äußersten Punkten der Ursprungslinie gelegenen Theilen des Muskels beobachten wir den Übergang von der rein transversalen zur annähernd sagittalen Faserrichtung.

Die vom M. sphincter ani externus abstammenden geraden Verbindungszüge senken sich, so weit sie nicht zu beiden Seiten der Urethra an der Symphyse zum Ansatz gelangen, zwischen die transversalen Muskelbündel ein, schließen sich diesen an und inseriren mit ihnen an der medianen Raphe.

Die gesammte paarige Muskelmasse, die in der Medianlinie in einer Raphe sich vereinigt, bildet um die Wurzel des Penis einen muskulösen Halbring auf der Dorsalseite. Dieser wird zu einem vollständigen Ring geschlossen durch die auf der Ventralseite gelagerte Aponeurose, an welcher die Muskelfasern ihren Ursprung besitzen. Desshalb bezeichnen wir den muskulös-sehnigen Ring um den Anfangstheil des Penis als M. sphincter urogenitalis externus. Außerdem kennen wir noch einen anderen Ringmuskel in dem Bereich der Pars membranacea des Urogenitalkanales, den wir als tiefe Schicht der eben geschilderten oberflächlichen an die Seite stellen. Dieser tiefe M. sphincter urogenitalis externus ist in seinem ganzen Umfang von muskulösen Elementen gebildet und zeigt keine Spur einer paarigen Anlage. Seine Fasern sind vorwiegend rein cirkulär um die Pars membranacea urethrae angeordnet, es finden sich aber auch solche mit schrägem Faserverlauf. Der Muskel besitzt eine relativ geringe Breite entsprechend der Kürze des häutigen Theiles der Harnröhre, in deren Umgebung er bis zur Prostata hinreicht. Die Cowper'schen Drüsen bilden bei unseren Präparaten eine so geringe Hervorragung, dass ihnen keine eigene Muskelumhüllung zukommt.

In ähnlicher Weise wie beim weiblichen Orang Utan und Schimpanse, so ist auch beim männlichen Gorilla und Hylobates ein M. pubo-caudalis vorhanden. Dessen längs der Symphyse entspringende Fasern gehen bei Hylobates zum größten Theil an die Wandung des Enddarmes und den Sphinctermuskel über, während sie beim Gorilla völlig gesondert bleiben. Der M. ilio-caudalis des Hylobates ist repräsentirt durch eine dünne Fascie, die der inneren Beckenfläche anliegt. Gorilla dagegen zeigt einige dem M. ilio-caudalis zuzurechnende schwache Muskelbündel, die sich an den seitlichen Partien der Steißwirbel befestigen. In beiden Fällen gehen die

Fasern des M. pubo-caudalis jeder Seite in der Mittellinie auf der Dorsalseite des Rectum eine Verbindung ein, theilweise durch Vermittelung eines schmalen Sehnenstreifens, theilweise auch durch direkte Verschmelzung.

Ein M. spinoso-caudalis ist beim Gorilla nur durch wenige sehnige Fasern angedeutet, die von der Spina ischiadica nach der Seite der Steißwirbel sich begeben. Hylobates besitzt denselben von allen Anthropoïden in kräftigster Ausbildung und weist außerdem darin eine Besonderheit auf, dass dieser Muskel untrennbar mit dem M. pubo-caudalis verbunden ist.

Troglodytes Gorilla ist endlich noch ausgezeichnet durch den Besitz eines relativ kräftig entwickelten M. sacro-caudalis, der in seiner Gestaltung ganz dem homologen Muskel des Orang Utan gleicht. An unserem Exemplar von Hylobates fand sich keine Spur davon. Dessgleichen fehlte auch den männlichen Anthropoïden jegliches glatte Dammmuskelgebilde.

Blum[1] berichtet über die Ergebnisse seiner Untersuchungen an der Schwanzmuskulatur eines Schimpanse. Dessen M. coccygeus, unser M. spinoso-caudalis bestand vorwiegend aus fleischigen, weniger aus sehnigen Theilen. Unverständlich blieb mir der Zusammenhang folgender beiden Angaben Blum's: »die caudalwärts gelegenen Bündel (sc. des M. spinoso-caudalis) verstreichen, namentlich rechts, wo der M. weiter caudalwärts reicht, mit den Fasern des M. levator ani« (unser M. pubo-caudalis + ilio-caudalis). Wenige Zeilen weiter heißt es: »Vom M. levator ani trennt ihn (sc. den M. spinoso-caudalis) beiderseits ein mit Fett ausgefüllter Zwischenraum.« An meinen Präparaten waren M. spinoso-caudalis und ilio-caudalis stets deutlich getrennt.

Einen M. sacro-caudalis hat Blum beim Schimpanse nicht gefunden. Er spricht von ihm als M. sacro-coccygeus anticus.

Der M. spinoso-caudalis des Orang ist auch nach Kohlbrügge's[2] Untersuchungen sehr reducirt und besteht zum geringsten Theil aus muskulösen, sondern vorwiegend aus sehr straffen sehnigen Elementen. Er ist deutlich getrennt von dem M. diaphragmaticus, unter welchem Namen Kohlbrügge unseren M. ilio-caudalis + pubo-caudalis schildert. Kohlbrügge lässt letztere beiden nur von der Fascie des kleinen Beckens entspringen, beobachtete also nicht wie wir Fasern, die von der Spina ischiadica aus sich beimengen. Hervorzuheben ist, dass er in Übereinstimmung mit unseren Befunden den Übergang von

[1] l. c. 1. pag. 27, 28. [2] l. c. 16. pag. 321—327.

Fasern des M. pubo-caudalis an die Wandung des Enddarmes und in den Sphinctermuskel konstatirte.

Die Muskulatur des männlichen Geschlechtsapparates des Orang scheint sich in einigen Punkten nach KOHLBRÜGGE's Darstellung von unseren Befunden bei männlichen Anthropoïden zu unterscheiden. Fasern aus der tiefen Schicht des M. sphincter ani externus sollen sich in der Medianlinie durchkreuzen und theilweise an der Pars bulbosa urethrae, theilweise »am Angulus pubis zu beiden Seiten der Urethra« anheften. Ein Theil geht auch in den M. bulbo-cavernosus über. So weit enthält KOHLBRÜGGE's Beschreibung keine Widersprüche mit unseren Ergebnissen. Wir finden dagegen nicht einen Muskel, den KOHLBRÜGGE als den M. transverso-perinei profundus des Menschen bezeichnet und folgendermaßen schildert: »Dieser entspringt an den einander zugekehrten Flächen des Os pubis, seine Faserbündel ziehen in rein querer Richtung zur Pars membranacea, heften sich an diesen Theil der Urethra und umschließen ihn vollständig, indem sie mit den Fasern des Muskels der anderen Seite verschmelzen. Ein großer Theil der Fasern gelangt zur ventralen Fläche der Urethra und es heften sich die meisten an die Symphyse in der Medianlinie des Körpers«. Nach KOHLBRÜGGE's Ansicht könnte der Orang ohne diesen Muskel seine Harnröhre nicht komprimiren. Daraus geht für uns hervor, dass dem Orang der von uns als tiefer M. sphincter urogenitalis männlicher Anthropoïden geschilderte Muskel fehlt. KOHLBRÜGGE erwähnt auch nichts, was diesem Muskel entsprechen könnte.

Von Hylobates stand KOHLBRÜGGE ein sehr reichliches Material zu Gebote. Der M. spinoso-caudalis von Hylobates agilis war wie auch an unserem Präparat mit dem M. ilio-caudalis + pubo-caudalis »zu einer Muskelplattte verschmolzen«. Beide zeigten sich dagegen vollständig getrennt bei anderen Species. Hier wurde der M. ilio-caudalis von dem sehr kräftigen M. spinoso-caudalis überlagert. Die Fasern des letzteren befestigten sich nicht nur an den seitlichen Theilen der Steißwirbel, sondern verbanden sich auch noch caudal von der Steißbeinspitze mit dem Muskel der anderen Seite durch Vermittelung eines Sehnenstreifens. KOHLBRÜGGE's M. transverso-perinei superficialis und unser M. transversus perinei scheinen im Ganzen übereinzustimmen. KOHLBRÜGGE fand ihn sehr kräftig ausgebildet bei Hylobates syndactylus und agilis, schwach nur bei Hylobates lar. Nicht möglich ist es mir nach meinem Präparat folgende Angabe zu bestätigen: »Ferner befestigen sich andere Mus-

kelfasern (sc. aus den geraden Verbindungszügen) direkt an dem Urogenitalkanal, umhüllen dessen Pars membranacea und inseriren in der Tiefe an der ventralen Fläche der Symphyse.«

Bei Hylobates agilis sah Kohlbrügge Fasern, die aus dem M. sphincter ani externus »ausstrahlen in die Hautfalten, die die Testikel bedecken«. Zu erwähnen ist endlich noch, dass Kohlbrügge an Hylobates lar und syndactylus die Innervation verfolgte. Es gelang ihm festzustellen, dass die Mm. ilio- und pubo-caudalis, sowie spinoso-caudalis von innen her aus dem Plexus ischiadicus, alle übrigen geschilderten Dammmuskeln von außen aus dem N. pudendus mit Nerven versorgt werden.

Kollmann's[1] Mittheilungen über seine Beobachtungen an drei Exemplaren des Schimpanse entsprechen durchaus unseren Ergebnissen. Er schildert nur die Mm. ilio-caudalis, pubo-caudalis und spinoso-caudalis. Dass er an seinen Präparaten einen Übergang von Theilen des M. pubo-caudalis in die Wandung des Enddarmes konstatirte, erscheint mir nicht als ein durchgreifender Unterschied.

Lartschneider's[2] Untersuchungen über die Schwanzmuskulatur der Anthropoïden erstrecken sich auf die Zergliederung von zwei jugendlichen Orang Utans und einem Schimpanse. Er kam dabei zu dem Schluss, dass entgegen den Angaben von Bronn, Testut, Wiedersheim, Gegenbaur, Blum bei Anthropoïden noch deutliche Reste der Schwanzbeuger vorhanden sind. Eine Trennung in einen M. depressor medialis und lateralis ist hier eben so wenig möglich wie bei den kurzgeschwänzten Affen. Es stimmt durchaus mit unseren Erfahrungen überein, wenn Lartschneider beim Schimpanse den M. sacro-coccygeus anterior in sehr viel schwächerer Ausbildung fand, als beim Orang. Der Komplex des M. ilio-caudalis + pubo-caudalis stellte sich an Lartschneider's[3] Exemplaren des Orang in derselben Weise dar, wie bei den unsrigen. Ganz abweichende und sehr komplicirte Verhältnisse bot dagegen sein Präparat des Schimpanse. Die Differenzen beider Befunde werden von Lartschneider darauf zurückgeführt, dass die beginnende »Aufrichtung« des Körpers beim Orang Utan zum stärkeren Ausdruck kommt als beim Schimpanse. Der M. spinoso-caudalis zeigte stets dasselbe Bild wie bei den von uns präparirten Exemplaren.

---

[1] l. c. 17. pag. 199 ff. [2] l. c. 19. pag. 103. [3] l. c. 19. pag. 117—121.

Vergleichung und Ergebnisse.

Die Anthropoïden sind in zwei sehr erheblichen Punkten ausgezeichnet vor den übrigen Katarrhinen; das ist einmal die enorme Reduktion des Schwanzes und weiterhin die beginnende Annahme einer aufrechten Körperhaltung. Von den meisten früheren Forschern wird bereits betont, dass diese beiden Umstände zum größten Theil verantwortlich zu machen sind für die Umgestaltung der Muskulatur des Beckenausgangs.

Nicht allein erscheint bei den Anthropoïden die Anzahl der Schwanzwirbel erheblich vermindert im Vergleich zu der der geschwänzten Affen. Auch die wenigen übrig bleibenden Schwanzwirbel sind völlig reducirt und der Rückbildungsprocess hat selbst das Os sacrum ergriffen, wie Kollmann ausführt[1].

Am Becken der Anthropoïden fällt uns auf, dass überall mit Ausnahme des Hylobates die Tubera ossis ischii mäßig entwickelt sind. Hylobates allein bietet einen ähnlichen Befund wie die übrigen Katarrhinen. Auch hier ist der Beckenausgang hochgradig transversal verengt durch die starke Verbreiterung der Tubera ossis ischii. Es erscheint mir nicht sehr wahrscheinlich, dass das Anthropoïdenbecken in seinem Entwicklungsgang ein Katarrhinen-Stadium durchlaufen und nach dessen Überwindung eben so wie die Muskulatur des Beckenausganges wieder primitivere Verhältnisse, wie wir z. B. bei Carnivoren finden, angenommen hat. Desshalb bin ich geneigt, die breiten Sitzbeinhöcker der Katarrhinen und des Hylobates, sowie die dadurch bedingte transversale Beckenverengerung als das Produkt einer einseitigen Entwicklung bei diesen Formen anzusehen. Die Sitz- und Schambeine der Anthropoïden (Hylobates nehme ich stets aus) sind außerordentlich ähnlich den entsprechenden Knochentheilen der Carnivoren, speciell des Hundes. Ein einziger geringer Unterschied liegt darin, dass bei den Anthropoïden der Arcus pubis etwas flacher sich darstellt.

Die ganz eigenartige Anordnung von After und Geschlechtsorganen der menschenähnlichen Affen ist leicht verständlich durch die außerordentliche Verkümmerung des Schwanztheiles der Wirbelsäule.

Enddarm und Urogenitalkanal der Anthropoïden hängen gar nicht aus dem Beckenausgang heraus und erreichen nicht einmal eine durch die beiden Tubera ossis ischii gelegte Ebene. Sie unter-

[1] l. c. 17, pag. 199.

scheiden sich also von den Katarrhinen durch eine noch weitergehende Verkürzung der beiden Ausführwege, außerdem aber noch in einem anderen Punkt. Der Urogenitalkanal weiblicher Anthropoïden ist nur wenig länger als der Enddarm und nicht wie bei den Katarrhinen nach der Ventralseite hin umgeschlagen. Er durchzieht wie der Enddarm in annähernd gerader Richtung das Becken und mündet dem entsprechend nach außen, ohne seinen Verlauf zu ändern. Bei den männlichen Thieren ist der sehr viel längere Urogenitalkanal dem Arcus pubis eingebettet und durch das Scrotum nach der Bauchseite hin fixirt.

Da bei den weiblichen Anthropoïden Anus und Vulva ganz nahe neben einander liegen, wie bei den Feliden, so finden wir hier auch die aus dem N. pudendus innervirte Muskulatur in einem durchaus primitiven Zustand wieder. Der M. sphincter cloacae subcutaneus zeigt eben so wenig noch wie der M. sphincter cloacae externus deutliche Anzeichen einer beginnenden Trennung. Der Befund würde also noch zwischen Textabbildung 5 u. 6 pag. 498, 499 einzuordnen sein. Der M. ischio-cavernosus gleicht durchaus der homologen Bildung der übrigen weiblichen Affen. Über seine genetische Ableitung können desshalb keine Zweifel bestehen. Ein M. ischio-urethralis, der morphologisch in engster Beziehung zum M. ischio-cavernosus steht, fehlt den weiblichen Anthropoïden. Wollten wir annehmen, dass das Becken der Anthropoïden von dem querverengten der Katarrhinen herzuleiten ist, so würde sich daraus leicht das Fehlen eines M. ischio-urethralis erklären. Wir werden aber diese Erscheinung richtiger auf andere Umstände zurückführen. Wie wir sahen, hat der M. sphincter cloacae externus weiblicher Anthropoïden Befestigung gewonnen an den absteigenden Schambeinästen in der Gegend der Symphyse. Dadurch tritt die Tendenz zu Tage den Enddarm nach der Ventralseite hin an die Symphyse heranzuziehen und ihn hier zu fixiren. In demselben Sinne wirkt offenbar auch die Umgestaltung der Mm. ilio-caudalis und pubo-caudalis, speciell des letzteren. Ich denke mir, dass dies Bestreben, den Enddarm nach der Bauchseite hinzuziehen, zusammenhängt mit der eigenthümlichen Lagerung des Anus auf der Rückenfläche des Thieres, und diese wieder ist bedingt durch die Reduktion des Schwanzes. Ich nehme nun an, dass die an der Symphyse befestigten Fasern des M. sphincter cloacae externus die Funktion des M. ischio-urethralis übernahmen und den Raum außerdem derart in Anspruch nahmen, dass dieser kleine Muskel sich zurückbildete.

Von der ersten Fixirungsstelle neben der Symphyse breiten sich nun die aus dem M. sphincter cloacae externus herkommenden Fasern entlang den Schenkeln des Arcus pubis weiter aus und bilden hier eine dünne aber breite Schicht bis zum Übergang in den horizontalen Sitzbeinast. Derart stellen sich die Verhältnisse beim Schimpanse dar. Nun hat sich aber auch der Bulbus vestibuli auf jeder Seite kräftiger entwickelt und den Sphinctermuskel vor sich hergewölbt. Wahrscheinlich in funktioneller Beziehung zu dem Bulbus vestibuli hat sich jederseits aus den unregelmäßigen Zügen, die vom M. sphincter cloacae externus nach den Schenkeln des Arcus pubis ziehen, ein Strang gesondert und als eine konstante Bildung erhalten. Beim Schimpanse erscheint dieser Strang als ein sehr dickes straffes Band, dem nur wenige Muskelfasern beigemengt sind. Es geht aus vom cranialen Rand des M. sphincter cloacae externus und zwar entsprechend der dorsalen Fläche des Bulbus vestibuli und der Harnröhre. Das Band durchzieht in transversaler Richtung den Beckenausgang und befestigt sich an der Innenfläche des Sitzbeines, an der Übergangsstelle vom horizontalen in den ventral aufsteigenden Ast, nahe dem Ursprung des M. ischio-cavernosus. Dass an unseren Präparaten des Orang Utan der Bulbus vestibuli äußerlich weniger hervortritt, scheint mir ohne grundlegende Bedeutung. Sehr wichtig dagegen ist, dass hier das eben beschriebene Band des Schimpanse ersetzt erscheint durch einen muskulösen Strang, der ganz entsprechende Anordnung aufweist. Die längs des ventral aufsteigenden Sitzbeinastes inserirenden Fasern des Sphincter cloacae sind beim Orang verschwunden. Also ist der M. transversus perinei jetzt vollständig getrennt von den aus dem M. sphincter cloacae am Scham- und Sitzbein neben der Symphyse sich anheftenden Muskelbündeln. Wir sehen somit bei weiblichen Anthropoïden das Auftreten eines ersten M. transversus perinei, als dessen wesentlichste Eigenschaft wir feststellen wollen, dass er dorsal vom Urogenitalkanal an die Mittellinie herantritt, während der bei anderen Thieren beobachtete M. ischio-urethralis mit ebenfalls transversalem Faserverlauf auf der Ventralseite des Urogenitalkanales mit dem entsprechenden Muskel der anderen Seite in der Mittellinie sich vereinigt.

Der M. sphincter urogenitalis externus weiblicher Anthropoïden ist recht schwach entwickelt, aber doch in keinem erheblichen Punkte unterschieden von dem gleichbenannten Muskel der übrigen Affen und der Feliden. Wir heben hervor, dass derselbe auch

bei den Anthropoïden trotz seiner geringen Ausbildung sich als eine wohl gesonderte Schicht darstellt, die keinerlei Verbindung mit den Beckenknochen besitzt.

Der M. sacro-caudalis der Anthropoïden ist im Zusammenhang mit der Rückbildung des Schwanzes stark reducirt und besitzt wegen seiner anscheinend geringen funktionellen Bedeutung kein konstantes Vorkommen. Wie bei anderen Säugethieren mit nur kurzem Schwanzrudiment, so sind auch bei den Anthropoïden die Mm. pubo-caudalis und ilio-caudalis bedeutend an Umfang verringert. Besonders trifft dies für den M. ilio-caudalis zu, der, wie wir sahen, bei Stenops potto, tardigrada und gracilis ♂ gänzlich fehlt. Von allen früher untersuchten Thieren besaß Stenops gracilis den am stärksten reducirten Schwanz. Hier fehlte jede Spur unseres Dreimuskelkomplexes. Dahingegen muss es uns auffallen, dass bei den menschenähnlichen Affen, bei denen, wie wir erwähnten, nicht nur der Schwanz, sondern auch das Os sacrum deutliche Zeichen einer hochgradigen Rückbildung darbietet, die Mm. pubo-caudalis und ilio-caudalis noch in relativ kräftiger Ausbildung vorhanden sind. Diese Erscheinung ist darauf zurückzuführen, dass die genannten Muskeln der Anthropoïden andere funktionelle Aufgaben übernommen haben. Einerseits tritt ein Theil des M. pubo-caudalis in den Dienst des Darmsystems. Er zieht den Anus und das Ende des Rectum an die Symphyse heran, theils durch Fasern, die sich an den seitlichen Flächen des Enddarmes selbst befestigen, theils durch Bündel, die auf der Dorsalseite des Rectum in der Mittellinie mit solchen der anderen Seite sich verbinden. Auf der anderen Seite gewinnen die beiden ursprünglichen Beugemuskeln des Schwanzes erhöhte Bedeutung dadurch, dass sie zum Verschluss des Beckens dienen. Ein solcher ist um so mehr indicirt, als die Anthropoïden beginnen, eine aufrechte Körperhaltung anzunehmen und nun die Masse der Bauchеingeweide einen Druck nach unten in der Richtung nach dem Beckenausgang hin ausübt. In demselben Sinne ist auch die Umgestaltung des M. spinoso-caudalis der Anthropoïden zu verstehen: Da seine Funktion als Seitwärtsbeweger des Schwanzes hier von geringem Werthe erscheint, ist es verständlich, dass die muskulösen Elemente an Umfang abnahmen. Dieselben wurden aber durch reichliche sehnige Fasern ersetzt, da auch dieser Muskel als ein Theil des Beckenverschlusses in Verwendung kam. Je inniger demnach der M. spinoso-caudalis mit dem M. ilio-caudalis verbunden ist, um so widerstandsfähiger wird das Diaphragma pelvis des betreffenden

Thieres sein und ein um so höherer Zustand der Differenzirung ist damit zum Ausdruck gebracht. Wir erinnern uns, dass bei Hylobates keine deutliche Trennung zwischen M. spinoso-caudalis und M. ilio-caudalis mehr möglich war und sehen damit den Beckenverschluss auf der höchsten Stufe der Ausbildung angelangt. Diese Beobachtung stimmt vorzüglich überein mit einer von Lartschneider ausgesprochenen Ansicht. Letzterer Autor hat vergleichende Messungen angestellt über die Länge der vorderen Extremität im Verhältnis zur Länge des Abstandes vom ersten Brustwirbel bis zur Ferse bei den verschiedenen Anthropoïden. Aus diesen Messungen geht hervor, dass beim Gorilla die vordere Extremität erheblich kürzer ist als der erwähnte Abstand, während bei Hylobates die Länge der vorderen Extremität die des Abstandes noch um einige Centimeter übertrifft. Daraus zieht Lartschneider den Schluss, dass »Hylobates bei annähernd gestreckten Extremitäten eine Körperhaltung anzunehmen im Stande sein muss, welche der aufrechten Haltung sehr nahe kommt.« Eine solche Annahme würde es wohl erklären, wesshalb wir bei Hylobates das Diaphragma pelvis in der höchstdifferenzirten Gestaltung antreffen.

Annähernd dieselben Ansichten über die morphologische Bedeutung des Dreimuskelkomplexes und des M. spinoso-caudalis sind bereits in eingehender Weise in den Arbeiten von Kollmann und Lartschneider dargestellt worden.

Bei allen unseren Präparaten von Anthropoïden vermissten wir die glatten Mm. caudo-rectalis und retractor recti. Letzterer fehlte auch sämmtlichen Affen nach unseren Beobachtungen, welche Erscheinung wir dahin deuteten, dass dieser Muskel sich rückbildete wegen der zunehmenden Entfernung zwischen Schwanzwurzel und Enddarm. Der M. recto-caudalis hat sich bei den Anthropoïden wahrscheinlich desshalb zurückgebildet, weil mit der Fixirung des M. sphincter ani externus an der Symphyse und der ausgesprochenen Neigung den After nach der Bauchseite zu ziehen, ein Heben des lezteren in entgegengesetzter Richtung nach dem Rücken hin ohne funktionellen Werth erschien.

Über die Schwanzmuskeln sowie die glatte Muskulatur der männlichen Anthropoïden gelten dieselben Anschauungen wie über diejenigen der Weibchen.

Im Übrigen zeigen die Dammmuskeln auch der männlichen Anthropoïden denselben Grundtypus, den wir durchgehends bei männlichen Thieren beobachteten. Die wenigen Punkte, in denen sich

die menschenähnlichen Affen vor anderen auszeichnen, sahen wir schon bei den Weibchen in einem gewissen Grade der Ausbildung. Es handelt sich hierbei in erster Linie um die Fixirung von geraden Verbindungszügen aus dem M. sphincter cloacae externus an den Scham- und Sitzbeinen neben der Symphyse. Dieselbe kam in durchaus analoger Weise wie bei den Weibchen zu Stande. Eben so können wir auch den M. transversus perinei ableiten, der sich dorsal vom Bulbus urethrae in die geraden Verbindungszüge einsenkt. Der oberflächliche M. sphincter urogenitalis externus der Anthropoïden steht nicht auf der höchsten Stufe der Ausbildung, wie wir sie bei männlichen Hunden feststellten, sondern entspricht dem Stadium männlicher Feliden. Im Gegensatz zu den Angaben Kohlbrügge's möchte ich auch hier nochmals hervorheben, dass die kurze Pars membranacea urethrae von einer deutlich gesonderten ringförmigen Muskelschicht aus quergestreiften Elementen umschlossen wird, unserem tiefen M. sphincter urogenitalis externus.

Kohlbrügge[1] will den von ihm geschilderten M. transversoperinei profundus des Gorilla ableiten von den sagittal verlaufenden Fasern, die bei Hylobates vom M. sphincter cloacae externus zu beiden Seiten der Urethra hinziehen, um an der Symphyse zu inseriren. Diese Ableitung sucht er zu begründen durch die Annahme einer Umbildung des Beckens, in dem Sinne, dass das durch die mächtigen Sitzbeinhöcker transversal verengte Becken des Hylobates einen primitiven Zustand vorstellt, aus dem das Becken des Gorilla mit lateralwärts gewandten schmalen Sitzbeinleisten hervorgegangen sein soll. Darin möchte ich Kohlbrügge doch nicht beistimmen. Die enorme transversale Verengerung des Beckenausgangs der Katarrhinen und Hylobates sehe ich, wie bereits erwähnt, als das Produkt einer einseitigen Entwicklung und durchaus nicht als ein Vorläuferstadium der Verhältnisse bei den übrigen Anthropoïden und beim Menschen an.

Mensch.

Litteratur, Vergleichung und Ergebnisse.

Bezüglich der Dammmuskulatur des Menschen stehen mir viel zu geringe eigene Erfahrungen zur Verfügung, als dass ich es wagen könnte, auf Grund derselben eine neue Darstellung dieser Verhältnisse zu liefern und die Angaben anderer Autoren einer Kritik zu

[1] l. c. 16. pag. 325.

unterziehen. Ich beschränke mich vielmehr darauf, aus der Litteratur eine Übersicht über die Anschauungen zu geben, die in neuerer Zeit betreffend der menschlichen Perinealmuskulatur geltend gemacht wurden. Die Ansichten der verschiedenen Untersucher sind unter den Rubriken der einzelnen Muskeln in chronologischer Reihenfolge geordnet. Die einander oft sehr widersprechenden Meinungen suche ich dann mit meinen eigenen vergleichend-anatomischen Ergebnissen zu vergleichen und, so weit mir dies auf der Grundlage meines Materials möglich ist, kritisch zu beleuchten. Mein Zweck dabei ist, zu entscheiden, welchen morphologischen Werth die verschiedenen beim Menschen beschriebenen Dammmuskeln haben, in wie weit sie als atavistische Befunde von hoher Bedeutung, oder als dem Menschen eigenthümliche, mehr oder weniger variirende Bildungen aufzufassen sind.

Ich ging bei der Verarbeitung der Litteratur aus von einer gründlichen Arbeit Lesshaft's[1] über einige die Urethra umgebende Muskeln und Fascien, die im Jahre 1873 erschien. Von hier aus verfolgte ich in erster Linie die seitdem erschienenen Specialarbeiten desselben Autors, ferner von Robin, Cadiat, Holl, Roux, Tschaussow, Blum und Lartschneider. Die ältere Litteratur wird unter diesen Arbeiten besonders von Lesshaft, Holl und Lartschneider in gründlichster Weise berücksichtigt. Weiterhin zog ich die neueren gebräuchlichen Hand- und Lehrbücher, so weit mir diese zur Verfügung standen, heran.

Der detaillirten Darstellung der Muskulatur möchte ich auch hier, wie es früher bei den untersuchten Thieren geschah, noch einige Worte über das Becken und die Lagerung von dessen Eingeweiden beim Menschen vorausschicken.

Das menschliche Becken ist vor dem aller von uns geschilderten Thiere ausgezeichnet durch eine ganz schmale Schambeinsymphyse. Diese wird nur von dem am weitesten cranial gelegenen Theil der beiden absteigenden Schambeinäste gebildet. Deren caudale Enden divergiren lateralwärts und stellen zusammen mit den kurzen ventral aufsteigenden Sitzbeinästen die Schenkel des Arcus pubis dar. Dem entsprechend erscheint der Schoßbogen des Menschen relativ hoch. Er ist beim Manne enger als beim Weibe. Beim Anblick von der Caudalseite her sehen wir die horizontalen Sitzbeinäste, die im Wesentlichen durch die mäßig gewulsteten Tubera ischii repräsentirt werden, ziemlich weit lateralwärts gewandt. Das breite

[1] l. c. 21 a.

Os sacrum besteht aus fünf unter einander verschmolzenen Wirbeln, der Schwanztheil der Wirbelsäule aus vier bis sechs stark verkümmerten Coccygealwirbeln. Einen sehr wesentlichen Unterschied des menschlichen Beckens gegenüber dem der Anthropoïden erwähnten wir nach Lartschneider's Angaben bereits bei der Beschreibung der letzteren. Eine die beiden Spinae ischiadicae verbindende Gerade geht beim Menschen durch die Mitte des ersten, beim Schimpanse durch das distale Ende des vierten Steißwirbels. Wir können uns das Becken des Menschen aus dem der Anthropoïden entstanden denken, wenn wir annehmen, dass letzteres mit der fortschreitenden Aufrichtung des Körpers unter dem Druck der Rumpflast nach beiden Seiten aus einander gedrängt wurde. Mit diesem Vorgang zugleich fanden Veränderungen in der Gestaltung des Os ilium statt, auf die wir hier nicht näher eingehen können.

Das Rectum des Menschen hängt nicht aus dem Beckenausgang heraus. Es liegt innerhalb der Beckenhöhle eng dem Urogenitalkanal benachbart. Gegen das Ende hin treten beide Theile aus einander und wenden sich nach der dorsalen und ventralen Seite.

M. sphincter ani subcutaneus.

Henle (1866)[1] beschreibt in der Umgebung der Analöffnung eine oberflächliche Lage quergestreifter Muskelfasern, die »in der Cutis oder der subcutanen Fascie an der Wurzel des Scrotum« ihre Befestigung haben. Dieselben durchkreuzen sich nach Umgreifung des Afters sowohl auf der ventralen wie dorsalen Seite und endigen hier in der Haut vor der Steißbeinspitze.

Robin und Cadiat (1874)[2] stellen sich in Gegensatz zu den Angaben früherer Autoren und behaupten auf Grund eigener mikroskopischer Untersuchungen, dass der M. sphincter ani externus niemals quergestreifte Fasern an die Haut des Dammes entsendet.

Paulet (1877)[3] dagegen hebt hervor, dass in vielen Fällen aus dem ventralen Rand des M. sphincter ani Muskelbündel sich loslösen, die sich in die Tunica dartos scroti fortsetzen. Er hält diese Bildung für homolog mit dem M. retractor scroti, den er selbst beim Tiger, Straus-Durckheim beim Kater beschrieben hat.

Auch Hoffmann (1877)[4] fand in der Umgebung des Afters einen

[1] l. c. 10, II. pag. 494, 495. [2] l. c. 26. pag. 601. [3] l. c. 24. pag. 170.
[4] l. c. 11, I. pag. 713.

subcutanen Muskelring, der sich ventralwärts beim Manne bis zur Tunica dartos scroti fortsetzt.

Krause (1879)[1] spricht zwar nicht ausdrücklich von einem subcutanen Schließmuskel des Afters, weist aber doch darauf hin, dass der M. sphincter ani externus mit der Cutis in der Umgebung der Analöffnung zusammenhängt.

Roux (1880)[2] unterscheidet an dem ringförmigen M. sphincter ani externus drei Schichten. Deren oberflächlichste geht zur Haut nach Durchkreuzung in der Mittellinie. Ihre Ausbreitung dorsalwärts ist stärker als ventralwärts und in letzterer Richtung beim Manne stärker als beim Weibe.

Auch Lesshaft (1884)[3] erwähnt Fasern, die in der Cirkumferenz des Afters mit der Haut in Verbindung stehen und sich dorsal wie ventral entsprechend der Medianlinie durchflechten.

Dasselbe berichtet auch Rauber (1892)[4].

Eben so lässt Gegenbaur (1896)[5] eine oberflächliche Schicht des M. sphincter ani externus »von der Haut oder der subcutanen Fascie über dem Steißbeine entspringen« und nach Umgreifung des Afters in der Haut des Dammes auslaufen. Beim Manne setzen sich Fasern bis zum Integument des Scrotum fort, oder senken sich nach Durchkreuzung in den M. bulbo-cavernosus ein.

Von allen den genannten Autoren wurden die den Anus umgebenden oberflächlichen Ringfasern, die Beziehungen zur Haut besitzen, als Theile des M. sphincter ani externus, mit dem sie in der That innig zusammenhängen, beschrieben. Wir haben uns veranlasst gesehen, auch beim Menschen die subcutane Schicht von der tiefer gelegenen abzutrennen, weil wir bei zahlreichen Thierformen, die zum Theil auch primitivere Verhältnisse als der Mensch aufwiesen, eine sehr ausgedehnte subcutane Muskulatur der Dammgegend gesondert darstellten. Beim Menschen findet sich dieselbe in relativ geringer Ausbildung, eben so wie bei den menschenähnlichen Affen. Ob dieser dürftigen subcutanen Muskelschicht auch eine andere morphologische Bedeutung zukommt als dem M. sphincter ani externus, ist vorläufig nicht zu entscheiden. Noch ist es nicht sicher erwiesen, ob der bei den Monotremen beobachtete M. sphincter cloacae von oben her innervirt wird und eine caudale Fortsetzung des großen Hautmuskels dieser Thiere vorstellt. Es ist nicht auszuschließen,

[1] l. c. 18, II. pag. 534. [2] l. c. 27. pag. 723. [3] l. c. 21b. pag. 484.
[4] l. c. 25. I. pag. 725. [5] l. c. 8b, II. pag. 195.

dass wie vom M. pectoralis, so auch vom M. sphincter cloacae aus Theile zur Befestigung an der Haut und Weiterverbreitung in derselben gelangten, welcher Vorgang schließlich zu einer Verschmelzung der caudalen und cranialen Hautmuskulatur führt. Interessant sind auch die Beziehungen des M. sphincter cloacae subcutaneus zur Muskulatur des Marsupium.

Da es nicht wahrscheinlich erscheint, dass der M. sphincter ani subcutaneus der Primaten noch Nervenzweige von oben her erhält, so werden wir ihn wohl nicht als eine dem M. sphincter cloacae niederer Thiere homologe Bildung, sondern vielmehr als eine Konvergenzerscheinung aufzufassen haben.

Da Robin und Cadiat mit ihrer Behauptung, niemals in der Cirkumferenz der Analöffnung quergestreifte subcutane Muskulatur beobachtet zu haben, völlig isolirt stehen, wie aus der vorstehenden Litteraturübersicht hervorgeht, so bin ich geneigt, der betreffenden Angabe dieser beiden Autoren keine allgemeine Bedeutung beizumessen.

M. sphincter ani externus.

Henle (1866)[1] schildert am M. sphincter ani externus drei Schichten. Deren oberflächlichste entspringt von einer Fascie, die den Schließmuskel des Afters vom M. bulbo-cavernosus trennt. Dieser Schicht mischen sich Muskelbündel bei, die direkt aus dem M. bulbocavernosus herkommen. Nach Umgreifung des Rectalendes durchkreuzen sich die Fasern zum Theil und »sammeln sich an einem undeutlich abgegrenzten elastischen Strang, durch dessen Vermittlung sie sich an die äußere Fläche des Steißbeines heften«. Eine zweite tiefere Schicht scheint sich im Wesentlichen als ein geschlossener Muskelring darzustellen. Die dritte und tiefste Lage des Sphincter endlich wird repräsentirt durch »Bündel, welche von der unteren Fläche und dem hinteren Rande der unteren Fascie des M. transversus perinei profundus entspringen«. Durch diese kommt ein unmittelbarer Anschluss an den M. levator ani zu Stande. Bisweilen fehlt diese Muskellage. Auf der Dorsalseite des Rectum treten ihre Fasern »an die Spitze des Steißbeines und an die vom Steißbein gegen den After sich erstreckende Linea alba der Mm. ischio-coccygei«.

Hyrtl's (1873)[2] Beschreibung des M. sphincter ani externus ist

[1] l. c. 10, I. pag. 494—496. [2] l. c. 13. pag. 632.

kurz, steht aber in ihrem Umfang nicht im Widerspruch mit Angaben anderer Autoren.

Den quergestreiften Schließmuskel des Afters schildern Robin und Cadiat (1874)[1] als ein langgestrecktes Oval, dessen größte Achse sagittal gestellt ist, in Form eines »Knopfloches«. Der Muskel soll flach und ringförmig sein und nicht aus zwei seitlichen Theilen bestehen, die sich dorsal und ventral in der Mittellinie vereinigen. Ferner heben die beiden Autoren hervor, dass niemals eine Verbindung zwischen dem M. sphincter ani und dem M. levator ani besteht. Sie sagen: »Le sphincter externe est un des muscles les plus nettement limités, l'un de ceux dont les faisceaux secondaires et primitifs sont le moins dispersés ou écartés les uns des autres, sans connexions avec ceux des muscles voisins.« Auf der Ventralseite des Sphinctermuskels lassen Robin und Cadiat Fasern ausgehen, die zum M. bulbo-cavernosus hinziehen. Diese Bündel sollen senkrecht stehen zu denen des M. sphincter ani, aber nicht eine Fortsetzung dieser selbst darstellen. Vielmehr sollen die Faserzüge des Afterschließmuskels stets ihre ringförmige Verlaufsrichtung beibehalten. Weder auf der Dorsal- noch auf der Ventralseite ließ sich mikroskopisch eine Raphe als Andeutung einer bilateral-symmetrischen Anlage des Muskels nachweisen. Eben so wenig erstrecken sich Fasern desselben nach dem Steißbein hin und nehmen hier von einem sehnigen Streifen ihren Ursprung. Der M. sphincter ani externus ist ein vollkommen in sich geschlossener muskulöser Ring.

Hoffmann (1877)[2] dagegen sah den Afterschließmuskel in Verbindung mit der Steißbeinspitze, aber nicht durch Muskelfasern, sondern durch »eine deutlich abgegrenzte fibröse Membran«.

Paulet (1877)[3] ist der Ansicht, dass vom M. sphincter ani externus sich ablösende gerade Verbindungszüge nicht mit dem M. bulbo-cavernosus sich verbinden, sondern von diesem deutlich getrennt sind durch eine Fascie, an der sie sich befestigen.

Krause's (1879)[4] Darstellung entspricht im Wesentlichen den Angaben Hyrtl's.

Roux (1880)[5] unterscheidet an dem ringförmigen M. sphincter ani externus drei Schichten. Deren oberflächlichste geht zur Haut. Die Fasern der zweiten Schicht durchkreuzen sich eben so wie die der ersten in der dorsalen und ventralen Mittellinie. Dorsal bilden

---

[1] l. c. 26. pag. 599—605. [2] l. c. 11, I. pag. 713. [3] l. c. 24. pag. 170.
[4] l. c. 18, II. pag. 534. [5] l. c. 27. pag. 723—725.

sie nur scheinbar eine Raphe und setzen sich in der That fort zum Kreuz- und Steißbein, an dessen Medianlinie sie sich befestigen. Ventral treten die Fasern in Verbindung mit dem M. bulbo-cavernosus und transversus perinei superficialis oder heften sich an einem medianen Sehnenstreif fest. Die tiefe Schicht bildet einen geschlossenen Muskelring um den Enddarm und lässt »weder nach vorn noch nach hinten besondere Ansatzstellen erkennen«.

Holl (1881)[1] sieht den M. sphincter ani externus als einen Theil einer tiefen Portion des M. levator ani an, die vom Schambein ausgeht. Levator ani und Schließmuskel des Afters ist nach seiner Ansicht nur künstlich von einander zu trennen. Zu einer derartigen Darstellung veranlasste Holl seine Beurtheilung der Dammmuskeln überhaupt, die er in folgenden Worten niedergelegt hat: »Was die Muskeln des Beckenausganges anbelangt, so hat man zu beachten, für welche physiologischen Zwecke sie vorhanden sind, und dass man sie auch in diesem Sinne behandelt; daher Trennungen von Muskelkomplexen, welche für einen und denselben Zweck angebracht sind, vollständig zu unterlassen sind.« Holl und ich treten demnach mit völlig verschiedenen Gesichtspunkten an die vorliegende Aufgabe heran.

Lesshaft (1884)[2] vereinigt den M. sphincter ani externus mit einem Theile des M. levator ani. Er findet in der Umgebung des Enddarmes Fasern, die in Zusammenhang mit der Haut stehen und solche, die nach Durchkreuzung in der Mittellinie sich in den M. bulbo-cavernosus und transversus perinei medius einsenken. Rein cirkuläre Bündel hat Lesshaft nie beobachtet. Er betont, dass sich alle stets in der Mittellinie durchkreuzen. Auf der Dorsalseite des Rectum konnte auch Lesshaft Theile des Schließmuskels bis zur Insertion an der Spitze und den Rändern des Steißbeines verfolgen.

Rauber (1892)[3] nimmt auf der Dorsal- wie Ventralseite des Enddarmes eine Durchkreuzung der Fasern des Afterschließmuskels an und lässt ihn unter Vermittlung des Lig. ano-coccygeum an der Spitze des Steißbeines sich anheften.

Abgesehen von geringen subcutanen Fasern entspringt nach Gegenbaur (1896)[4] die Hauptmasse des M. sphincter ani externus von einer »an der Steißbeinspitze befestigten aponeurotischen Fasermasse«. Nach Umgreifung des Rectalendes durchflechten sich die

---

[1] l. c. 12. pag. 229. [2] l. c. 21 b. pag. 484—490. [3] l. c. 25, I. pag. 725.
[4] l. c. 8 b, II. pag. 195.

Muskelbündel oder senken sich in den M. bulbo-cavernosus ein. Mit dem Afterschließmuskel verbinden sich Theile des M. levator ani.

Paulet ist meines Wissens der einzige Autor, der das Vorhandensein einer direkten Verbindung zwischen M. sphincter ani externus und M. bulbo-cavernosus in Abrede stellt. Wir sahen, dass dasselbe Bestreben auch in seiner Darstellung der Thierbefunde hervortritt. Er will eine völlige Trennung zwischen Enddarm und Urogenitalapparat und deren Muskulatur konstruiren. Da wir aber sahen, dass unsere eigenen Untersuchungen bei Thieren einen innigen Zusammenhang zwischen der Muskulatur dieser beiden Organsysteme erwiesen, werden wir auch seine den Menschen betreffenden Angaben mit Vorsicht aufzunehmen haben und glauben uns berechtigt, einen Irrthum Paulet's anzunehmen. Eben so wenig kann ich mit der Behauptung von Robin und Cadiat übereinstimmen, dass die den Zusammenhang zwischen M. sphincter ani externus und M. bulbo-cavernosus vermittelnden Fasern mit den Ringfaserzügen des ersteren nicht in Verbindung stehen. Diese beiden Untersucher gehen unbedingt zu weit in ihrer Auffassung des Afterschließmuskels als eines vollständig in sich geschlossenen Muskelringes.

Mit Ausnahme von Robin und Cadiat sind alle Autoren darin einig, dass der M. sphincter ani externus dorsalwärts in Verbindung steht mit dem Steißbein. Nach Roux, Holl und Lesshaft kommt diese Verbindung direkt durch Muskelbündel zu Stande, nach den Angaben der übrigen Untersucher wird sie durch sehniges Gewebe vermittelt. Wir selbst nun sahen, dass bei Thieren niemals eine deutlich darstellbare dorsale Fortsetzung des M. sphincter ani zum Schwanz aufzufinden war. Eben so wenig konnten wir einen dorsalen Ursprung dieses ringförmigen Muskels feststellen. Wir müssen desshalb annehmen, dass die entgegenstehenden Behauptungen durch eine von der unsrigen verschiedene Auffassung des Muskels oder durch eigenartige Veränderungen desselben beim Menschen hervorgerufen sind. Aus der Darstellung von Holl und Lesshaft scheint mir deutlich hervorzugehen, dass sie dem M. sphincter ani externus Theile des M. levator ani zurechneten. Dadurch würde sich die Annahme einer muskulösen Fixirung am Steißbein leicht erklären. Es wäre aber auch möglich, dass beim Menschen der ursprünglich in sich geschlossene Ringmuskel sekundär eine Verbindung mit der ganz nahe ihm anliegenden Steißbeinspitze gewonnen habe. In demselben Sinne wäre auch die Darstellung der übrigen Untersucher zu deuten. Es erscheint mir aber nicht ausgeschlossen, dass der den

Schließmuskel mit der Steißbeinspitze verbindende Sehnenstrang nichts Anderes ist als die Raphe der beiderseitigen Mm. levatores ani, fortgesetzt durch eine Raphe des Sphincter selbst.

Jedenfalls kann es keinem Zweifel unterliegen, dass auch der M. sphincter ani externus des Menschen dem gleichbenannten Muskel der Anthropoïden und der übrigen Säugethiere homolog ist, wie auch aus der gleichartigen Innervation hervorgeht. Der Muskel ist in Folge der Trennung von Enddarm und Urogenitalkanal aus einem primitiven M. sphincter cloacae entstanden. Wie schon von Gegenbaur hervorgehoben wurde, besitzen die vom M. sphincter ani zum M. bulbo-cavernosus ziehenden geraden Verbindungszüge eine hohe morphologische Bedeutung, da sie den ursprünglichen Zusammenhang zwischen beiden Muskeln zum Ausdruck bringen.

M. bulbo-cavernosus ♀.

Der M. bulbo-cavernosus des Weibes ist nach Henle's (1866)[1] Darstellung paarig angelegt. Seine Fasern gehen auf der Dorsalseite der Scheide von dem Septum perineale aus und legen sich von hier an auf die beiden seitlichen Flächen der Vulva, die Bulbi vestibuli überkleidend. Der Muskel wird verstärkt durch Bündel, die aus dem M. sphincter ani externus sowie dem M. transversus perinei superficialis kommen. »Am vorderen Ende spaltet sich der M. bulbocavernosus in drei glatte Zacken. Von diesen breitet sich die eine sehnig am Seitenrand und an der unteren Fläche des Corpus cavernosum clitoridis aus und verschmilzt mit dessen Albuginea. Eine zweite verbreitet sich in ähnlicher Weise auf der Rückenfläche des Corpus cavernosum urethrae. Die dritte verliert sich in der Schleimhaut der Decke des Vestibulum zwischen Clitoris und Orificium urethrae«. Henle hat nie gesehen, dass die aus dem M. sphincter ani externus in den M. bulbo-cavernosus sich einsenkenden Fasern vorher eine Kreuzung eingehen. Er fand sie »stets nur gerade vorwärts gerichtet«.

Den M. constrictor cunni oder Scheidenschnürer schildert Hyrtl (1873)[2] in kurzer aber anschaulicher Weise mit folgenden Worten: »Es ist nicht schwer sich durch Präparation dieses Muskels zu überzeugen, dass die größere Anzahl seiner Fasern dem Sphincter ani externus angehört, dessen rechte Hälfte zur linken Wand des Scheideneinganges und dessen linke zur rechten Wand dieser Öffnung übergeht,

[1] l. c. 10. pag. 515, 516. [2] l. c. 13. pag. 727.

um sich an der Wurzel der Corpora cavernosa clitoridis zu inseriren, wodurch Sphincter ani externus und Constrictor cunni sich als ein Muskel von der Gestalt einer 8 auffassen lassen, welche oben durch die Clitoris geschlossen wird.«

Eine noch weniger eingehende, aber im Ganzen übereinstimmende Beschreibung des M. constrictor vaginae giebt Hoffmann (1877)[1].

Krause (1879)[2] fasst den M. constrictor pudendi als unpaar auf, stellt aber seinen Ursprung und Ansatz durchaus übereinstimmend mit den übrigen Autoren dar. Er betont den Zusammenhang des Muskels mit den Mm. transversus perinei superficialis und profundus.

Lesshaft (1884)[3] schlägt vor den M. constrictor cunni s. compressor bulborum vestibuli s. orbicularis vaginae s. sphincter cunni des Weibes als M. bulbo-cavernosus zu bezeichnen, um auf seine Analogie mit dem gleichbenannten Muskel des Mannes hinzuweisen. Er ist paarig angelegt und entspringt auf beiden Seiten des zwischen After und Vulva ausgespannten Septum perineale. Hier an seinem Ursprung verflicht er mit Fasern aus dem M. sphincter ani externus. Über die beiden lateralen Flächen der Vulva, die Bartholin'sche Drüse und den Bulbus urethrae überkleidend, ziehen die Fasern schräg ventral- und zugleich cranialwärts. Ein oberflächlicher Theil jeder Muskelhälfte erstreckt sich zu der seitlichen und auch bis zur ventralen Fläche des Corpus cavernosum clitoridis und endet hier in dessen sehniger Bedeckung. Eine tiefe Portion reicht »nur bis zur Stelle, wo sich das Corpus cavernosum urethrae und das Corpus cavernosum clitoridis an einander lagern«. Hier beobachtete Lesshaft, dass die Muskelbündel »in die Faserhaut des Corpus cavernosum urethrae übergehen und sich zwischen den angrenzenden Theilen des Corpus cavernosum clitoridis und urethrae verlieren, indem ihre Sehnenfasern zwischen den hier befindlichen Venennetzen endigen«. Übrigens »scheinen die Sehnenfasern beider Seiten zwischen den Venen in einander überzugehen.«

Rauber (1892)[4] beschreibt den weiblichen M. bulbo-cavernosus kurz in seinen großen Umrissen und bringt dabei keine abweichenden Anschauungen vor.

Gegenbaur (1896)[5] stellt den M. bulbo-cavernosus als eine direkte Fortsetzung des M. sphincter ani externus dar. Aus dem letzteren theils gekreuzt, theils ungekreuzt hervorgehende Bündel

---

[1] l. c. 11. pag. 714. [2] l. c. 18, II. pag. 537. [3] l. c. 21 b. pag. 504—507.
[4] l. c. 25, I. pag. 724. [5] l. c. 8 b, II. pag. 198.

bilden die Hauptmasse des Scheidenschnürers. Der Muskel endet in drei Portionen am Bulbus vestibuli, der dorsalen und den beiden lateralen Flächen der Clitoris in einer deren Schaft bedeckenden Fascie.

Die Ansichten der verschiedenen Untersucher über den weiblichen M. bulbo-cavernosus stimmen im Wesentlichen überein. Wir fassen denselben auf als einen nicht vollständig geschlossenen Muskelring um das Endstück des Urogenitalkanals. Dorsalwärts steht derselbe in innigster Verbindung mit dem Ringmuskel des Afters, auf der Ventralseite wird er geschlossen durch das den Schaft der Clitoris überkleidende aponeurotische Gewebe. Wir ersehen daraus, dass der M. bulbo-cavernosus des Weibes nichts Anderes ist als der oberflächliche M. sphincter urogenitalis externus derjenigen Thierformen, bei denen Enddarm und Scheide und zugleich auch deren Muskulatur vollständig von einander getrennt sind. In so fern besteht eine Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei weiblichen Prosimiern und Hunden. Differenzen dagegen finden sich in dem Grad der Entfernung zwischen Anus und Vulva sowie der Entwicklung der Schwellkörper. In beiden Punkten gleicht das Weib am meisten den Prosimiern, unterscheidet sich von diesen aber durch den Besitz muskulöser gerader Verbindungszüge. Bei den Prosimiern fanden wir nur durch straffes sehniges Gewebe einen Zusammenhang zwischen M. sphincter ani externus und oberflächlichem M. sphincter urogenitalis externus vermittelt. Die Schwellkörper weiblicher Hunde erscheinen im Verhältnis länger als die des Weibes und damit zugleich auch die Entfernung zwischen Anus und Vulva größer. Das Weib steht durch den Besitz eines nahezu vollständig gesonderten oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus auf einer höheren Stufe der Differenzirung als die weiblichen Anthropoïden, bei denen wir noch einen M. sphincter cloacae finden. Es ist leicht einzusehen, dass die Verhältnisse beim Weibe von denen bei den menschenähnlichen Affen durch Annahme einer zunehmenden Trennung zwischen Enddarm und Urogenitalsinus abzuleiten sind.

M. constrictor vestibuli s. sphincter vaginae Lesshaft.

Als M. constrictor vestibuli schildert Lesshaft[1] einen paarig angelegten Muskel, der den Scheidenvorhof umhüllt, medianwärts

[1] l. c. 21 b. pag. 507—509.

von der Bartholin'schen Drüse und dem Bulbus urethrae sowie auch vom M. bulbo-cavernosus gelegen. Mit dem letzteren zeigt er in seiner Anordnung und seinem Faserverlauf viel Ähnlichkeit. Seine Fasern gehen auf der Dorsalseite der Scheide aus vom Septum perineale und zum Theil auch von der Scheidenwandung selbst. Sie umgreifen dann von beiden Seiten her in Form eines flachen Muskelbandes den Scheideneingang. »Am vorderen Rand der Scheide angelangt, endigen die Muskelbündel im Gewebe, welches den hinteren (unteren) Umfang der Harnröhre mit der Scheide verbindet und in der vorderen Wand der Scheide. Einige Bündel gehen weiter nach vorn (oben in vertikaler Stellung) und inseriren sich vor (über) der Harnröhre an der inneren Wand des Corpus cavernosum urethrae.«

Keiner der neueren Autoren hat wie Lesshaft einen M. constrictor vestibuli beschrieben. Ich bin der Ansicht, dass Lesshaft in dem Bestreben einer detaillirten Darstellung etwas zu weit gegangen ist und eine tiefe Schicht des weiblichen M. bulbo-cavernosus als einen vollständig gesonderten Muskel aufgefasst hat.

M. bulbo-cavernosus ♂.

Dem Bulbus corporis spongiosi und dem Anfangstheil dieses Harnröhrenschwellkörpers lagert auf der Dorsalseite eine mächtige Muskelmasse auf, der M. bulbo-cavernosus. Henle[1] lässt denselben aus drei Schichten sich zusammensetzen. Die oberflächlichste geht von einem Sehnenstreif aus, der in der Mittellinie über die Dorsalfläche des Bulbus und des Anfangstheiles des Corpus cavernosum urethrae hinzieht. Einzelne Bündel entspringen auch vom sehnigen Septum perineale. Die nach beiden Seiten von diesem Sehnenstreif in dessen ganzer Länge entspringenden Muskelfasern verlaufen schräg lateral- und caudalwärts, umgreifen je eine Hälfte des Corpus spongiosum »und setzen sich, in einer ebenfalls ununterbrochenen Reihenfolge, die hinteren an die Sehnenhaut, welche die bindegewebige und gefäßreiche Masse zwischen den Corpora cavernosa penis seitlich begrenzt, die vordersten an die Rückenfläche dieser Körper selbst, oder vielmehr an eine Fascie, die die Rückenfläche des Corpus cavernosum penis bedeckt«. Die zweite tiefere Schicht besitzt vorwiegend sagittalen Faserverlauf. Ihre Bündel entspringen vom »transversalen Septum der Dammmuskeln, mehr oder minder dicht hinter dem Bul-

[1] l. c. 10, II. pag. 496—498.

bus«. Andere setzen sich fort aus dem M. sphincter ani externus oder auch aus dem M. transversus perinei superficialis und ischio-cavernosus. Sie heften sich sämmtlich nach kurzem Verlauf fest auf der dorsalen und den beiden seitlichen Flächen des Corpus spongiosum an dessen fibröser Bedeckung. »Die Muskelbündel der dritten Lage stellen dagegen einen unverschiebbar an das Corpus cavernosum urethrae angehefteten, sehr platten Ring dar, der den Bulbus dicht vor seiner hinteren Wölbung und vor der Einmündung der Urethra umfasst.«

Wichtig erscheint uns noch HENLE's Schlussbemerkung: »Diese dritte Lage kann fehlen und die obere und mittlere durch eine einzige vertreten sein, deren Bündel in der Gegend des Bulbus fast sagittal, dann mehr transversal verlaufen, bis auf die vordersten, die beim Übergang auf das Corpus cavernosum penis wieder eine mehr diagonale Richtung zwischen der sagittalen und transversalen einschlagen.«

Eine viel weniger eingehende, aber in keinem erheblichen Punkte widersprechende Beschreibung des M. bulbo-cavernosus des Mannes finden wir bei HYRTL (1873)[1].

HOFFMANN (1877)[2] giebt zur Benennung des Muskels noch eine große Anzahl von Namen an: M. accelerator urinae s. ejaculator seminis s. compressor bulbi s. bulbo-urethralis s. ano-cavernosus Zwiebelschwellkörpermuskel, Samenschneller. HOFFMANN unterscheidet nur zwei Schichten an diesem Muskel. Die oberflächlichen Fasern gehen nach beiden Seiten hin aus von einem schmalen Sehnenstreif, der sich auf der Dorsalseite des Bulbus und Anfangstheiles des Corpus spongiosum in der Medianlinie hinzieht. Von diesem Ursprung verlaufen die Muskelbündel jeder Seite schräg lateral- und caudalwärts. Deren cranialer Theil heftet sich »mittels einer sehnigen Lamelle«, der caudale »direkt an der Außenseite des Fascienüberzuges der Corpora cavernosa penis« an. Tiefere Lagen des Muskels sollen vom Centrum perinei aus in sagittaler Richtung zum Corpus cavernosum urethrae ziehen. Außerdem kennt HOFFMANN noch einen M. compressor hemisphaerium bulbi. Dieser wird repräsentirt durch ringförmige Züge, die, von der Umgebung schärfer gesondert, den am weitesten cranial gelegenen Theil des Bulbus urethrae umziehen und sich auf der Ventralseite der Harnröhre in einer platten Sehne vereinigen.

Auch KRAUSE (1879)[3] schildert am M. bulbo-cavernosus des

[1] l. c. 13. pag. 726. [2] l. c. 11. pag. 713, 714. [3] l. c. 18, II. pag. 536.

Mannes drei Schichten, die denen der übrigen Autoren entsprechen. Weiterhin erwähnt er, dass dieser Muskel nicht nur mit dem M. sphincter ani externus, sondern auch mit den Mm. transversus perinei profundus und superficialis zusammenhängt.

Rauber's (1892)[1] Beschreibung weicht von denen anderer Autoren in keinem erheblichen Punkte ab.

Auch Gegenbaur (1896)[2] schildert dieselben Verhältnisse, lässt es aber aus seiner Darstellung deutlicher hervorgehen, dass die Endsehnen beider Theile des M. bulbo-cavernosus den Bulbus corporis spongiosi und den Penisschaft umgreifen und auf der Ventralseite mit einander verschmelzen. Zugleich hebt er die morphologische Zusammengehörigkeit von M. bulbo-cavernosus und M. urethralis hervor.

Über die Gestaltung des M. bulbo-cavernosus bestehen unter den verschiedenen Autoren keine nennenswerthen Meinungsverschiedenheiten. Der Zusammenhang dieses Muskels mit dem M. sphincter ani durch muskulöse gerade Verbindungszüge wird überall anerkannt. Die Homologie des M. bulbo-cavernosus des Menschen mit dem oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus der Anthropoïden leuchtet ohne Weiteres ein, besonders wenn wir die gleichartige Innervation beachten. Es besteht kein Hindernis, auch beim Menschen diesen Muskel als einen muskulös-sehnigen Ring um die Peniswurzel aufzufassen, der wie der M. sphincter ani externus durch Sonderung eines gemeinsamen M. sphincter cloacae entstand. Von dem primitiven Zusammenhang zwischen den Ringmuskeln des Afters und Urogenitalkanales legen die beide verbindenden geraden Muskelzüge Zeugnis ab. Der M. bulbo-cavernosus des Menschen steht in seiner Anordnung auf der höchsten Stufe der Differenzirung, die wir überhaupt bei Thieren beobachteten. Die Fasern beider Seiten laufen in nahezu transversaler Richtung zum medianen Septum, dessen Länge fast der ganzen Ausdehnung der Ursprungslinie entspricht. Wir haben ein ähnliches Stadium beim Hunde auf Textfig. 4 pag. 472 abgebildet und außerdem mehrfach bei Thieren beschrieben. Dass aber auch beim Menschen noch primitivere Zustände vorkommen können, geht mir aus der oben citirten Bemerkung Henle's hervor. Dieser Forscher beobachtete nämlich einen zum Theil schräg-sagittalen Faserverlauf des M. bulbo-cavernosus, welcher unserer Textfigur 3 pag. 471 entsprechen würde. Wir sehen darin, wie schon früher er-

[1] l. c. 25, I. pag. 721, 722. [2] l. c. 8b, II. pag. 198.

örtert, einen niedrigeren Grad der Ausbildung dieses Muskels, ein Stadium, das im Gang der Entwicklung dem höher differenzirten und häufigeren Befund vorhergeht.

M. constrictor urethrae membranaceae s. constrictor isthmi urethralis Lesshaft.

Die Pars membranacea urethrae des Mannes wird nach Lesshaft (1873)[1] von einer Muskelmasse umgeben, die in der Längsrichtung der Harnröhre von den Cowper'schen Drüsen an cranialwärts bis nach der Prostata hinreicht. Sie hüllt demnach die ganze Pars membranacea ein, die wir von der Prostata an bis zum Bulbus corporis spongiosi, in dessen Nähe die Cowper'schen Drüsen lagern, rechnen. Diesen M. constrictor urethrae membranaceae trennt Lesshaft in zwei Schichten, eine innere und eine äußere. Die Fasern der letzteren sollen im Wesentlichen sagittalen, also ventral-dorsalen Verlauf besitzen. Sie entspringen nach Lesshaft »von den Wänden des Venengeflechtes des Labyrinthus venosus Santorini und von dem diesem Geflecht eng anliegenden und bis zur Synchondrose (sc. pubis) reichenden Bindegewebe«. Dieser Labyrinthus venosus Santorini liegt zwischen der Pars membranacea urethrae und der Schambeinsymphyse. Auf den Ursprung der Muskelfasern von den Venenwandungen legt Lesshaft in Rücksicht auf die funktionelle Bedeutung ganz besonderes Gewicht. Von diesem ventralen, medianen Ursprung aus divergiren die Muskelbündel nach beiden Seiten und legen sich den lateralen Flächen der Harnröhre an. Ein Theil der Fasern verläuft direkt in dorsaler Richtung, andere dagegen schräg dorsal- und cranialwärts nach den Seitenflächen der Prostata, und wieder andere schräg dorsal- und caudalwärts, also über die Wand der Harnröhre nach dem Beckenausgang hin.

Auf der dorsalen Fläche der Harnröhre konvergiren die von beiden Seiten herziehenden Fasern wieder nach der Mittellinie und treffen daselbst zusammen. Hier »verflechten sie sich und gehen in sehnige und elastische Fasern über, die an der vorderen (ventralen) Fläche des unteren (caudalen) Theiles der Fascia recto-vesicalis und mit den untersten (am meisten caudal gelegenen) Fasern am Septum perineale endigen. Die obersten (am weitesten cranial verlaufenden) Fasern endigen, wenn sie erkennbar entwickelt sind, auf der Seiten-

[1] l. c. 21a. pag. 33—36.

fläche der Prostata, indem sie sich in der äußeren Schicht dieses Organs verlieren«.

Eine innere Schicht des M. constrictor urethrae membranaceae umgiebt nach Lesshaft diesen Theil der Harnröhre in rein cirkulären Touren.

Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass Lesshaft nie einen Ursprung der Muskulatur der Harnröhre von den Beckenknochen gesehen hat, wie von Wilson beschrieben war. Es erscheint desshalb nicht recht verständlich, wesshalb Lesshaft in seinen »Resultaten« dem M. constrictor urethrae membranaceae den Beinamen Wilsonii giebt. Jedenfalls ist dies nicht geeignet, die große in Betreff eines M. Wilsonii bestehende Verwirrung zu vermindern.

Paulet (1877)[1] weist darauf hin, dass der M. sphincter urethrae des Mannes sich eben so verhält wie die gleichbenannte Bildung der Säugethiere. Er unterscheidet eine oberflächliche longitudinale sowie eine tiefe ringförmige Schicht. Verbindungen dieses Muskels mit dem knöchernen Becken kennt Paulet nicht. Auch er hat kein Gebilde entdecken können, das der Beschreibung des M. Wilsonii[2] entspräche und tritt dafür ein, diese Bezeichnung fallen zu lassen.

Auch Cadiat (1877)[3] stellt die Existenz eines Wilson'schen Muskels in Abrede. Beim Mann wie beim Weibe fand er stets in der Cirkumferenz der Pars membranacea urethrae eine geschlossene ringförmige Muskelschicht, die keinerlei Beziehungen zum Schambein und Sitzbein besitzt.

Nach Krause (1879)[4] ist der M. levator urethrae s. pubo-urethralis s. Wilsonii nichts Anderes als »das vorderste, mediale Bündel des M. levator ani«. Dasselbe »entspringt von der hinteren Fläche des Ramus inferior oss. pubis, ca. 1 cm lateralwärts von der Symphysis pubis und etwas unterhalb der Mitte von deren Höhe, läuft — bis zur Seitenwand des Anfangs der Harnröhre und — fließt mit der medialen Endigung des M. transversus perinei profundus — zusammen«.

Die Muskulatur um den häutigen Theil der Harnröhre ist in hervorragend eingehender Weise von Holl (1881)[5] behandelt worden. Nachdem die sehr reichhaltige Litteratur sorgfältig geprüft und gesichtet ist, kommt er auf Grund eigener Untersuchungen zu folgenden Ergebnissen: Ein Diaphragma urogenitale, durch welches

---

[1] l. c. 24. pag. 171. [2] l. c. 24. pag. 172—177. [3] l. c. 3. pag. 40.
[4] l. c. 18, II. pag. 534. [5] l. c. 12. pag. 236—258.

die Harnröhre das Becken verlässt, besteht aus vier über einander liegenden Schichten. Deren innerste ist dargestellt durch Fasern, die in transversaler Richtung zwischen den aufsteigenden Sitz- und absteigenden Schambeinästen ausgespannt sind und die Harnröhre zwischen sich fassen. Von den auf der Dorsalseite der Pars membranacea urethrae gelagerten Muskelbündeln »geht eine Anzahl zur vorderen Wand des Mastdarmes und verläuft in dessen Längsmuskelschicht aufwärts«. Nach außen von der eben geschilderten liegt die zweite Schicht, die in ringförmigen Zügen den häutigen Theil der Harnröhre umgiebt, mit dessen Wandung sie innig verbunden ist, »so dass diese Schicht einen wirklichen Sphincter hauptsächlich repräsentirt«. Eine dritte Muskellage weist eine unregelmäßige Anordnung auf und besteht aus theils quer-, theils schrägverlaufenden Faserzügen, denen auch cirkuläre Bündel angeschlossen sind. Die äußerste vierte Schicht beschreibt Holl selbst mit folgenden Worten: »Die vierte Schicht zeigt einen sagittalen Verlauf ihrer Muskelfasern. Sie bildet keine Platte mehr, sondern eine aus dem Winkel zwischen den Crura penis entspringende Muskelschlinge, welche die Urethra umgiebt und sich hinten im Septum perineale verliert, daselbst mit den übrigen Muskeln zusammenhängend. Die äußersten Fasern der sagittalen Lage treffen aber nicht mehr zu einer weiten Schlinge um die Urethra zusammen, sondern bilden bloß einen Muskelbogen, der entfernt von der Urethra quer über der vorderen (oberen) Wand derselben liegt. Dieser Muskelbogen ist gewöhnlich nicht besonders entwickelt.« Ob in der ganzen Länge der Pars membranacea urethrae außerdem noch eine quergestreifte Ringmuskelschicht ohne Beziehungen zu Scham- und Sitzbeinen vorhanden ist, wird aus dieser Darstellung Holl's nicht deutlich ersichtlich.

Auf Grund makro- und mikroskopischer Untersuchungen ist Tschaussow (1883)[1] zu einer Beurtheilung der »tiefen Muskeln des vorderen Dammes beim Manne« gelangt, die mit den Resultaten von Cadiat und Paulet vielfach übereinstimmt. Er beschreibt um den häutigen Theil der Urethra vom Blasenhalse bis zur Pars bulbosa eine zusammenhängende Muskelmasse, in welcher sich mehrere durch ihren Faserverlauf unterschiedene Schichten unterscheiden lassen. Tschaussow beobachtete eine schlingenförmige, bogenförmige und Kreisfaserschicht. Die erstere verläuft sagittal. Ob sie nur von Weichtheilen am Lig. transversum pelvis und Venenwandungen oder

[1] l. c. 31. pag. 399—407.

auch an der Synchondrose entspringen soll, ist mir nicht klar geworden. Die Fasern ziehen zu beiden Seiten der Urethra dorsalwärts und befestigen sich am Septum perinei, verflechten sich auch zum Theil mit dem M. transversus perinei profundus. Auf der Ventralfläche der Harnröhre sollen sich diese Muskelbündel durchkreuzen. Sie bedecken die Cowper'schen Drüsen.

Elf Jahre nach Veröffentlichung seiner Studien über die Harnröhrenmuskulatur des Mannes ist Lesshaft (1884) mit den Ergebnissen seiner Untersuchungen an der Dammmuskulatur des Weibes hervorgetreten. Aus dieser letzteren Arbeit wurde mir erst völlig klar, dass Lesshaft seinen M. constrictor urethrae membranaceae Wilsonii thatsächlich für ein dem M. Wilsonii entsprechendes Gebilde ansieht. Meiner Ansicht nach liegt ein sehr erheblicher Unterschied darin, ob die Muskelfasern von dem Knochen in der Nähe der Symphyse oder von den Venenwandungen entspringen. Ich muss desshalb daran festhalten, dass ich den Ausdruck M. constrictor urethrae membranaceae Wilsonii nicht glücklich gewählt finde. Ob ein Muskel »mittelbar bis zur Synchondrosis pubis« sich fortsetzt, d. h. durch Vermittelung eines Venenplexus, oder sich direkt mit seiner Endsehne an der Symphyse befestigt, scheint mir doch ein recht beachtenswerther Unterschied.

In seiner Darstellung der Verhältnisse beim Weibe sagt Lesshaft[1]: »Die Wand der Harnblase, wo die Harnröhre beginnt, und der obere Theil dieser letzteren sind von glatten cirkulären Muskelfasern umgeben. Die letzteren werden nach unten von animalen, cirkulären Fasern umgeben, die schon in die Bündel des M. constrictor urethrae übergehen.«

Den Ursprung dieses M. constrictor urethrae schildert Lesshaft beim Weibe etwas anders als beim Manne, wesshalb wir ihn wörtlich citiren: »Von der Innenfläche des unteren Theiles der Synchondrose gehen Bindegewebsfortsätze aus, die mit den Wänden der Venen eng verbunden sind. Von diesen Fortsätzen und den Wänden der Venen beginnen die Fasern des M. constrictor urethrae. Auf Querschnitten kann man die Fasern längs der Bindegewebsfortsätze bis zum Perichondrium der Synchondrose verfolgen.« Aus dieser abweichenden Art der Darstellung scheint mir deutlich das Bestreben hervorzugehen, einen engeren Anschluss der Fasern des Constrictormuskels an die Symphyse zu konstruiren und so die Existenz eines

[1] l. c. 21 b. pag. 512—517.

Wilson'schen Muskels zu retten. Die Insertion des in Rede stehenden M. constrictor urethrae schildert Lesshaft in folgenden Worten: »Die Fasern des M. constrictor urethrae treffen hinter der Harnröhre zusammen und endigen hier, indem sie sich mit dem Gewebe der vorderen Wand der Scheide verflechten, sogleich über der Stelle, wo die Fasern des M. transversus vaginae sich inseriren. Die obersten Bündel kann man oft zur Seitenwand der Scheide verfolgen, wo sie sich verlieren.«

Rauber (1892)[1] erwähnt nur ganz kurz eine ringförmige Muskelschicht um die Harnröhre des Mannes als einen Theil des M. transversus perinei profundus.

Gegenbaur (1896)[2] sieht als den wesentlichen Theil des M. constrictor urethrae s. urethralis eine ringförmig die Harnröhre umgebende Muskelschicht an. Theile derselben sind mit dem benachbarten Schambein in Verbindung getreten und werden nun in transversalem und sagittalem Faserverlauf als Transverso-urethralis, transversus profundus etc. beschrieben. Die Variabilität und Inconstanz dieser Bildungen sind nach Gegenbaur der Ausdruck ihrer sekundären Bedeutung. Er fasst den M. urethralis als eine Fortsetzung des M. bulbo-cavernosus auf, die sich längs der Urethra in das Becken hinein erstreckte.

Aus diesen verschiedenen Litteraturangaben scheint mir vor Allem hervorzugehen, dass es dringend wünschenswerth ist, die Ausdrücke M. Wilsonii und M. Guthriei fallen zu lassen[3]. Ohne dies wird es niemals gelingen, in die bestehende Verwirrung Ordnung zu bringen, da unter diesen beiden Namen häufig so ganz verschiedenartige Bildungen beschrieben wurden.

Was nun die Thatsachen betrifft, so sind alle Untersucher mit der einzigen Ausnahme von Krause darüber einig, dass in der Umgebung der Pars membranacea urethrae ein quergestreifter Muskelring existirt. Nach außen von diesem finden sich schräg und auch in der Längsrichtung der Harnröhre verlaufende Fasern, offenbar in wechselnder Anordnung. Paulet und Cadiat stellen es durchaus in Abrede, dass die Muskulatur der häutigen Harnröhre Beziehungen zu den angrenzenden Knochentheilen besitzt, während solche von allen übrigen Autoren anerkannt werden, wenn auch von Lesshaft nur »mittelbar«.

[1] l. c. 25, I. pag. 724. [2] l. c. 8b, II. pag. 196, 197.

[3] Dies ist in der neuen anatomischen Nomenklatur bereits geschehen. Vgl. Archiv für Anatomie und Physiologie. Suppl.-Band. 1895. pag. 65.

Durch eine große Reihe von Thieren haben wir verfolgt, dass dem häutigen Theil der Harnröhre eine eigene Ringmuskelschicht zukommt, die, wie GEGENBAUR annimmt, eine craniale Fortsetzung des oberflächlichen M. sphincter urogenitalis externus darstellt, als dessen tiefe Schicht wir sie auch bezeichneten. Wir werden desshalb auch beim Menschen in der Hauptsache eine ringförmige Muskelschicht als Rest eines primitiven ererbten Zustandes voraussetzen. Dass innerhalb derselben Umordnungen von Fasern in schräge und longitudinale Richtung erfolgen, haben wir auch schon bei Thieren beobachtet. Überall aber war die tiefe Schicht des M. sphincter urogenitalis externus ohne jegliche Verbindung mit den Knochen. Scheinbar kam eine solche zu Stande bei den Anthropoïden durch Fasern, die aus den geraden Verbindungszügen vom M. sphincter ani externus zu beiden Seiten der Harnröhre bis zur Symphyse sich fortsetzten. Ich bin geneigt, die beim Menschen beschriebenen sagittalen Züge, die von der Symphyse oder auch den Wandungen des Venenplexus ausgehen, die Harnröhre umgreifen und auf der Dorsalseite am Septum perineale endigen, für diesen Bildungen homolog zu halten. Sie mögen sich beim Menschen etwas zurückgebildet haben, da hier nicht mehr die eigenartige Anordnung von Anus und Geschlechtsorganen auf der Rückenfläche des Thieres besteht. Außerdem ist die Pars membranacea urethrae beim Menschen relativ kurz und wohl desshalb eine Sonderung der verschiedenen Fasersysteme schwierig. Die transversalen unregelmäßigen Faserzüge beim Menschen bringe ich ebenfalls in Zusammenhang mit entsprechenden Erscheinungen bei den menschenähnlichen Affen. Auch diese leite ich aus den geraden Verbindungszügen her. Es sind Theile, die zu beiden Seiten der Symphyse am Knochen entlang wanderten und so endlich zur Bildung des M. transversus perinei führten, wie wir schon früher sahen. Vielleicht wurde auch vielfach der M. transversus urethrae mit ihnen vereinigt.

Ich möchte also unter dem M. urethralis eine im Wesentlichen ringförmige Muskelhülle der Pars membranacea urethrae darstellen, deren Fasern wohl zum Theil in schräge und longitudinale Richtung sich umordneten, aber keine Verbindungen mit dem Skelet gewannen Caudalwärts steht der M. urethralis im Zusammenhang mit dem M. bulbo-cavernosus. Diese Beziehung ist eine primitive und zeigt uns, dass beide Muskeln aus einem einfachen M. sphincter urogenitalis externus sich ableiten. Der letztere wieder ist ein Differenzirungsprodukt eines ursprünglichen M. sphincter cloacae externus.

M. ischio-cavernosus.

Henle (1866)[1] unterscheidet an dem M. ischio-cavernosus des Mannes konstant drei Portionen, eine untere, mediale und laterale. Bisweilen gesellt sich zu ihnen noch eine vierte Portion, die er die obere nennt. Die drei erstgenannten Theile sind nicht immer deutlich zu trennen. Sie umhüllen das Crus corporis cavernosi penis auf seiner medialen, lateralen und caudalen Fläche. Ihre Muskelbündel entspringen vom absteigenden Schambein- und aufsteigenden Sitzbeinast und in der Hauptsache von der fibrösen Hülle des Corpus cavernosum penis. Die nicht regelmäßige sogen. obere Portion liegt neben der lateralen. Ihre Insertion ist in so fern eigenartig, als die Muskelfasern bisweilen »sich von beiden Seiten her in einer medianen, platten, quer über die Vena dorsalis penis superficialis hinziehenden Sehne vereinigen«. Der analoge Muskel des Weibes bietet nach Henle's[2] Beschreibung ein ähnliches Bild.

Hyrtl (1873)[3] schildert den M. ischio-cavernosus beider Geschlechter als eine vom Sitzknorren entspringende Muskelmasse, die auf der caudalen Fläche des Crus penis resp. clitoridis liegt. Sie »schlägt sich um den Schwellkörper herum zu dessen Außenfläche und verliert sich in der fibrösen Hülle desselben«. Weiterhin berichtet er über die Endigung des Muskels: »Zuweilen geht eine fibröse Fortsetzung desselben auf dem Rücken des Gliedes mit demselben Muskel der anderen Seite eine Verbindung ein, wodurch eine Schlinge über die Rückengefäße des Penis gebildet wird.«

Beim Manne beschreibt Hoffmann (1877)[4] den M. ischio-cavernosus als eine vom aufsteigenden Sitzbeinschenkel bis zum Tuber ossis ischii reichende Muskelmasse, die »die Ansatzstellen des Crus penis am Sitzbein und Schambein von innen, unten und außen« umfasst. »Von diesem Ursprung aus gehen die Muskelfasern nach vorn und endigen dort in einer membranösen Sehne, welche sich über die untere Fläche des Crus penis ausbreitet und hinter der Sehne des M. bulbo-cavernosus mit der fibrösen Hülle des Rutenschenkels verbindet.«

Krause (1879)[5] hat am M. ischio-cavernosus des Mannes wie des Weibes keine den bisherigen Angaben widersprechende Beobachtungen gemacht.

---

[1] l. c. 10, II. pag. 498—500. [2] l. c. 10, II. pag. 516, 517. [3] l. c. 13. pag. 725, 726. [4] l. c. 11. pag. 714, 715. [5] l. c. 18, II. pag. 536.

Lesshaft (1884)[1] erwähnt den Muskel beim Weibe und zeigt, dass sich derselbe hier in denselben Verhältnissen darstellt wie beim Manne.

Auch aus der Beschreibung von Rauber (1892)[2] ist keine abweichende Meinungsäußerung hervorzuheben.

Gegenbaur (1896)[3] erwähnt nicht wie Henle und Hyrtl, dass Fasern der beiden Mm. ischio-cavernosi durch eine mediane Sehne auf der Ventralseite des Penis sich vereinigen und hier zu der Vena dorsalis in Beziehungen treten. Dagegen hat er beobachtet, dass Bündel aus dem M. bulbo-cavernosus, auch aus dem M. sphincter ani externus mit dem M. ischio-cavernosus verschmelzen. Es deutet dies auf die Zusammengehörigkeit aller dieser Muskeln.

Der M. ischio-cavernosus des Menschen gleicht durchaus seinem Analogon bei den Anthropoïden und ist wegen der übereinstimmenden Innervation als diesem homolog zu erachten. Er repräsentirt desshalb eine muskulös-sehnige Umhüllung des Crus penis resp. clitoridis und fixirt dieses letztere an dem Schenkel des Arcus pubis. Wir leiten diese Muskelkapsel ab von dem primitiven M. ischio-cavernosus weiblicher Beutelthiere, einem muskulösen Verbindungsstrang vom M. sphincter cloacae nach beiden Seiten zu den Sitzbeinleisten. In diesen Strang hinein entwickelten sich die Crura der Schwellkörper und erhielten auf diese Weise sowohl eine Muskelhülle, wie auch eine Befestigung am Sitzbein.

Wie Henle und Hyrtl beim Menschen haben wir nie bei Thieren gesehen, dass die Mm. ischio-cavernosi mit ihren Endsehnen Beziehungen zu der Vena dorsalis penis s. clitoridis gehabt hätten.

Caput accessorium M. bulbo-cavernosi s. M. ischio-bulbosus Cuvier, Lesshaft.

Ein beim Manne in relativ wenigen Fällen beiderseitig, häufiger einseitig beobachteter Muskelstrang wird von Lesshaft[4] wegen seiner funktionellen Beziehungen dem M. bulbo-cavernosus zugerechnet. Der Muskel liegt in derselben Schicht wie der M. transversus perinei medius und unterscheidet sich von diesem hauptsächlich dadurch, dass seine Fasern nicht am Septum perineale, sondern am Bulbus corporis spongiosi endigen. Er entspringt an der Innenfläche des

---

[1] l. c. 21 b. pag. 509—511. [2] l. c. 25, I. pag. 722, 724. [3] l. c. 8 b, II. pag. 198. [4] l. c. 21 a. pag. 48—50.

Tuber ischii oder des ventral aufsteigenden Sitzbeinastes, cranial vom Ursprung des M. ischio-cavernosus, bisweilen mit mehreren (bis zu vier Köpfen. Die von hier ausgehenden Fasern verlaufen schräg median- und ventralwärts und treten an den Bulbus urethrae heran. In manchen Fällen schließen sich die Muskelbündel des Caput accessorium vollständig denen des M. bulbo-cavernosus an und endigen wie diese an der medianen Raphe. In anderen Fällen dagegen befestigen sie sich sehnig an den lateralen Flächen des Bulbus corporis spongiosi.

Auch beim Weibe fand Lesshaft[1] relativ häufig einseitig, seltener auf beiden Seiten eine als Caput accessorium M. bulbo-cavernosi aufzufassende Muskelbildung, die sich von allen anderen Muskeln wohl unterscheidet. »Dieser Kopf geht vom Ramus ascendens ischii zum Corpus cavernosum urethrae, wo er sich, wie beim Manne, den Fasern des M. bulbo-cavernosus anschließt.«

Paulet[2] hält den M. ischio-bulbosus Cuvier für eine ganz unnöthig sorgfältig beschriebene, bedeutungslose Bildung, die gar keine bestimmte Gestaltung besitzt.

Wir selbst haben einen M. ischio-bulbosus bei Thieren nur zweimal, und zwar bei einem männlichen Hund und bei Lemur coronatus ♂ beobachtet. Von Cuvier[3] wurde derselbe nur bei Wiederkäuern geschildert. In menschlichen Anatomien, wenigstens der neueren Zeit, fand ich ihn außer von Lesshaft nicht erwähnt und schließe mich desshalb der Meinung Paulet's an, dass es überflüssig ist, diesem Muskelstrang durch eigene Benennung eine gesonderte Stellung zu geben. Vielmehr möchte ich ihn als ein abgesprengtes Bündel des M. ischio-cavernosus ansehen, wie ich ihn auch in meiner Darstellung beim Hunde diesem letzteren zurechnete.

Musculi transversi perinei Lesshaft.

Lesshaft[4] definirt den M. transversus perinei dahin, dass unter diesem Namen alle diejenigen muskulösen Theile zusammenzufassen sind, »die zwischen dem Os pubo-ischiadicum und der Mitte des Dammes oder dem Septum perineale gelagert sind und den Damm quer durchschneiden«. Er unterscheidet drei Mm. transversi perinei,

---

[1] l. c. 21 b. pag. 511, 512. [2] l. c. 24. pag. 172.
[3] l. c. 4, VIIL pag. 235.
[4] l. c. 21 a. pag. 36—45.

die wir gesondert betrachten. Dieselben finden sich eben sowohl beim Manne wie beim Weibe[1].

1. M. transversus perinei superficialis.

Der Muskel kommt nach Lesshaft's (1873)[2] Statistik überhaupt nur äußerst selten, und zwar beim Manne in 7,74% vor. Er liegt im subcutanen Fettgewebe. Seine Fasern entspringen lateral mit kurzer Sehne »vom Maschengewebe der Fettschicht« sowie von einer Fascie, die die caudale Fläche des Tuber ossis ischii bedeckt, entsprechend der Mitte oder häufiger noch dem ventralen Drittel des Sitzbeinknorrens. Der flache Muskel besitzt seine größte Ausbreitung in einer transversalen Ebene. Er zieht direkt nach der Mittellinie hin. Seine Bündel verflechten sich zum Theil mit den oberflächlichen Partien des M. sphincter ani externus, »die meisten aber endigen am Septum perineale, d. h. am bindegewebigen Streifen, welcher zwischen dem vorderen (ventralen) Ende des Afters und der Mitte des hinteren (caudalen) Endes des Bulbus urethrae gelagert ist«. Wenn Lesshaft selbst schildert, dass die Fasern des M. transversus superficialis zum Theil mit dem oberflächlichen M. sphincter ani sich verflechten, bleibt es mir unverständlich, wesshalb er Tiedemann's Abbildung, nach welcher beide in einander übergehen sollen, so scharf ablehnt.

Interessant ist Lesshaft's Darstellung eines M. transversus perinei superficialis anomalus, der sich auf beiden Seiten mit seinem Ursprung bis zur Außenfläche der Fascia glutea erstreckt[3]. Der oberflächliche quere Dammmuskel des Weibes[4] scheint etwas häufiger zu sein als der des Mannes, ist aber im Übrigen von diesem in keinem erheblichen Punkte verschieden.

Der M. transversus superficialis ist nach Paulet's (1877)[5] Ansicht eine Anomalie. Er fand ihn in ganz seltenen Fällen anscheinend auch bei Thieren, giebt aber keine Auskunft darüber, bei welchen Formen er beobachtet wurde.

Krause (1879)[6] schildert den M. transversus perinei superficialis in ähnlicher Weise wie Lesshaft und betont das häufige Fehlen desselben.

---

[1] l. c. 21 b. pag. 490—493.
[2] l. c. 21 a. pag. 39—40.
[3] l. c. 21 b. pag. 496, 497.
[4] l. c. 21 b. pag. 494—496.
[5] l. c. 24. pag. 171, 172.
[6] l. c. 18, II. pag. 534, 535.

Holl[1] (1881) bestätigt das Vorkommen eines M. ejaculator s. elevator urethrae Santorini, dessen »hinterste Fasern« den M. transversus perinei superficialis repräsentiren. Der letztere soll aber nur das Rudiment des ersteren sein. Holl beschreibt ihn folgendermaßen: »Er bildet, wenn er vorhanden, eine Fleischmasse, die die untere Fläche des Diaphragma accessorium (bei aufrechter Haltung) das Lig. triangulare zudeckt; er ist sonach in dem Triangulus urethralis lateralis zu finden; entspringend an dem absteigenden Schambeinaste, geht er quer entweder direkt in den M. bulbo-cavernosus über oder inserirt sich an den Bulbus urethrae.«

Zugleich möchte ich hier einschalten Holl's Darstellung eines Muskels, der von Santorini zuerst beschrieben und abgebildet, später von Girardi und Vlacovich wieder erwähnt wurde, von Letzterem unter dem Namen M. ischio-pubicus. Keiner der mir bekannten Autoren hat wieder etwas Ähnliches berichtet. Ich gebe Holl's Angaben wörtlich wieder: »Der Muskel ist animalisch, länglich platt, an der inneren Fläche des unteren Randes des Leistenbeines zwischen zwei fibröse Blätter eingeschlossen, welche aus der Spaltung der unteren Insertion der Fascie des M. obturator int. hervorgehen. Seine hintere Sehne verbindet sich mit dem Sehnenstreifen, durch welchen das Lig. tuberoso-sacrum mit der Fascia obt. zusammenhängt; die vordere befestigt sich dicht neben dem unteren Rande der Schambeinsynchondrose. Sie bildet eine Brücke über einen Venenzweig, durch welchen der Plexus venosus pudendus mit der Vena obturatoria anastomosirt. Der M. ischio-pubicus findet sich häufiger in männlichen als in weiblichen Leichen, häufiger bei neugeborenen Knaben als bei erwachsenen Mädchen.«

Rauber (1892)[2] erwähnt den M. transversus perinei superficialis als ein außerordentlich variables Gebilde, das in querer Richtung das Becken durchzieht und am Septum perineale von beiden Seiten her sich anheftet, mit einzelnen Fasern auch in den M. bulbo-cavernosus und M. sphincter ani externus übergeht. Der Ursprung liegt dorsal von dem des M. ischio-cavernosus am Sitzbein, kann sich aber auch »auf das untere Blatt der Fascia perinei, auf die Fascia obturatoria, auf die Fascia levatoris ani versetzen«.

Gegenbaur (1896)[3] schildert als Transversus perinei superficialis s. transverso-analis einen querverlaufenden Dammmuskel, der von der Innenfläche des Sitzbeines entspringt. Er steht in Verbindung

[1] l. c. 12. pag. 238, 239. [2] l. c. 25, I. pag. 722. [3] l. c. 8b, II. pag. 199.

mit den Sphincteren von Enddarm und Urogenitalkanal. Gegenbaur betont die außerordentliche Variabilität dieser Muskulatur.

2. M. transversus perinei medius.

Diesen zweiten querverlaufenden Muskel konstatirte Lesshaft[1] auch durchaus nicht konstant, aber doch häufiger als den vorhergehenden. Sein Ursprung befindet sich an der inneren Beckenfläche des ventral aufsteigenden Sitzbeinastes, cranial und etwas dorsal vom M. ischio-cavernosus. Bisweilen beobachtete Lesshaft beim Manne zwei bis drei Ursprungsportionen, die zum Theil von dem fibrösen Überzug des Corpus cavernosum penis ihren Ausgang nahmen und bis zur Gegend der Verbindung von absteigendem Schambeinast und ventral aufsteigendem Sitzbeinast sich erstreckten. Die Fasern des Muskels verlaufen nach der Mittellinie zu und endigen hier in dem Bindegewebsstreifen des Septum perineale, der sich zwischen M. sphincter ani externus und M. bulbo-cavernosus ausspannt. In diese letzteren beiden Muskeln sollen in seltenen Fällen Bündel aus dem M. transversus medius direkt übergehen. Ein analoges Verhalten fand sich beim Weibe[2], nur war hier der Muskel etwas seltener als beim Manne.

Krause (1879)[3] scheint den M. transversus medius als eine Varietät des superficialis anzusehen, der statt von der oberflächlichen Fascie von der Innenfläche des »Ramus inferior oss. ischii« entspringt.

Rauber (1892)[4] erkennt einen solchen anscheinend überhaupt nicht an.

3. M. transversus perinei profundus.

Nach Lesshaft's (1873)[5] Beobachtungen ist der M. transversus profundus seinem Vorkommen nach der konstanteste aller querverlaufenden Dammmuskeln. Er fehlte nur einseitig in 4,44 % der Fälle beim Manne. Seine Fasern sollen von der Innenfläche des Beckens entspringen an der Stelle des Überganges vom ventral aufsteigenden Sitzbeinast zum absteigenden Schambeinast. Von hier aus verfolgen die Muskelbündel einen schräg dorsal- und medianwärts gerichteten Weg und gelangen auf die dorsale Seite der Pars membranacea urethrae. Hier treffen die von beiden Seiten kommenden Fasern auf

---

[1] l. c. 21 a. pag. 40—42. [2] l. c. 21 b. pag. 497—499. [3] l. c. 18, II. pag. 535.
[4] l. c. 25, I. pag. 722—724. [5] l. c. 21 a. pag. 42—44.

einander. Zum Theil gehen sie direkt in einander über, andere befestigen sich an einem medianen Bindegewebsstreifen, der mit dem Septum perineale zusammenhängt. Endlich sollen auch einige Muskelfasern an der Wand hier verlaufender Venen inseriren.

Seltener ist dieser Muskel beim Weibe[1]. Er fehlte hier sowohl ein- wie beiderseitig in einer relativ geringen Anzahl von Fällen. Ein Unterschied zwischen dem M. transversus perinei profundus des Weibes von dem des Mannes liegt darin, dass vom medialen Rande des ersteren Faserzüge sich ablösen und nach der ventralen Wand der Scheide, in den Spalt zwischen dieser und der Harnröhre sich begeben. Sie stellen so einen M. transversus vaginae dar, auf den wir in einer gesonderten Besprechung näher eingehen.

Eine ganz andere Bildung als Lesshaft beschreibt Paulet (1877)[2] unter dem Namen eines M. transversus profundus. Dieser stimmt durchaus überein mit dem M. transverso-urethralis Lesshaft's. Paulet sagt auch selbst, dass dieser Muskel dem M. transverso-urethralis der Säugethiere homolog ist. Außerdem soll er annähernd dem Guthrie-schen Muskel entsprechen. Paulet tritt aber dafür ein, diese Bezeichnung fallen zu lassen, da sie zu Missverständnissen Anlass giebt.

Cadiat (1877)[3] hat aus seinen Untersuchungen, die sich auf makroskopische Präparation wie auch auf die Durchmusterung von Schnittserien kindlicher Dammgegenden erstrecken, die Überzeugung gewonnen, dass sich zwischen den Sphincteren von Anus und Harnröhre nur eine Schicht querverlaufender Muskelfasern vorfindet, also von der Unterscheidung eines M. transversus perinei superficialis und profundus nicht die Rede sein kann. Er beobachtete wie auch andere Autoren, dass diese Schicht querverlaufender Fasern ihren Ausgang nimmt von einem median gelegenen Bindegewebsstreifen. Die Insertion derselben soll aber nicht am Knochen des Sitzbeines selbst, sondern an einer Bindegewebslage, die den Sitzbeinast überkleidet, stattfinden.

Nach Krause (1879)[4] liegt der M. transversus perinei profundus s. stratum inferius des M. constrictor urethrae, Guthrie'scher Muskel s. vordere Abtheil. des M. urethralis transversus mehr cranial- und ventralwärts als der superficialis und medius. Er »entspringt vom Ramus inferior oss. ischii, läuft, breiter werdend, schräg medianwärts und nach vorn und verwebt sich, mit dem der anderen

[1] l. c. 21 b. pag. 499—501. [2] l. c. 24. pag. 172—177. [3] l. c. 3. pag. 56.
[4] l. c. 18, II. pag. 535.

Seite zusammenfließend, mit dem tiefen Blatt der Fascia perinei den Mm. bulbo-cavernosi oder constrictor pudendi, levator urethrae und dem Stratum transversum des M. urethralis: erstreckt sich bis unter die Harnröhre (die Pars membranacea beim Manne). Beim Weibe ist der Muskel schwächer; seine vordersten Fasern, M. ischiobulbosus (s. constrictor cunni profundus s. constrictor vestibuli s. constrictor urethrae et vaginae s. sphincter vaginae s. tensor aponeurosis perinealis) gelangen in schräg sagittaler Richtung an der hinteren Fläche des Corpus cavernosum vestibuli bis zum Stratum transversum des M. urethralis«.

Tschaussow's (1883)[1] kurze Angabe über den M. transversus perinei profundus steht mit dieser Schilderung Krause's nicht in Widerspruch.

Rauber's (1892)[2] Darstellung des vom Schambein mit gespaltener Sehne (wegen des Durchtritts von Gefäßen und Nerven) entspringenden M. transversus perinei profundus führen wir am besten wörtlich an, da sie in mancher Beziehung von denen anderer Autoren abweicht. Er sagt: »Die Querfasern des Muskels ziehen entweder ununterbrochen von einer Seite zur anderen und umfassen dabei die Pars membranacea urethrae — sowie die Venae profundae penis, oder sie endigen in einer medianen Raphe. Außer den queren Bündeln sind schräge sagittale und cirkuläre Bündel vorhanden, welche sich entweder mit den queren verflechten oder besondere Schichten ausmachen. Ist Letzteres der Fall, so liegen die sagittalen Fasern unten, umgeben die Austrittsstelle der Pars membranacea urethrae aus dem Trigonum urogenitale und hängen hinten mit dem Centrum perinei, vorn mit dem intercruralen Bindegewebe zusammen. Die schrägen Fasern nehmen eine Mittellage im Trigonum ein, die queren liegen oben; die cirkulären Fasern ziehen sich an der Urethra noch außerhalb des Trigonum eine Strecke weit auf- und abwärts.« So stellen sich nach Rauber die Verhältnisse beim Manne dar. »Der M. transversus perinei profundus des Weibes besteht überwiegend aus glatter Muskulatur, doch kommen bezüglich der Menge quergestreifter Muskelbündel bedeutende individuelle Varietäten vor.«

Gegenbaur (1896)[3] rechnet, wie bereits erwähnt wurde, den M. transversus perinei profundus zur Harnröhrenmuskulatur.

Über die Begriffsbestimmung eines M. transversus perinei bestehen offenbar keine einheitlichen Anschauungen, wie schon daraus

---

[1] l. c. 31. pag. 399 ff. [2] l. c. 25, I. pag. 723, 724. [3] l. c. 8 b, II. pag. 196.

hervorgeht, dass Paulet den M. transversus urethrae als M. transversus profundus aufführt, während Rauber und Gegenbaur den M. transversus profundus mit zur Muskulatur der Pars membranacea urethrae zuziehen.

Wie ich schon bei der Besprechung der Anthropoïden hervorhob, möchte ich als M. transversus perinei alle diejenigen Muskelzüge auffassen, die auf beiden Seiten von der Sitzbeinleiste entspringend in transversaler Richtung nach der Mittellinie hinziehen, aber in den Zwischenraum zwischen den beiden Sphincteren von Enddarm und Urogenitalkanal. Faserzüge also, die an die Ventralfläche des Sinus urogenitalis herantreten, gehören nicht dem System der Mm. transversi an.

Dieser Definition entsprechend fanden wir unter den Thieren nur bei den Anthropoïden einen M. transversus perinei, den wir durch Annahme einer Wanderung von Muskelfasern längs des Schambogenschenkels ableiteten.

Ob dieser M. transversus der Anthropoïden nun aber dem M. transversus medius oder profundus des Menschen homolog ist, dürfte schwer zu entscheiden sein. Überhaupt ist eine Unterscheidung zwischen medius und profundus nur von Lesshaft durchgeführt, von den anderen Autoren aber nicht aufgenommen worden. Der M. transversus superficialis ist vielleicht ein selten vorkommender Rest subcutaner Muskulatur.

Cadiat und eben so Gegenbaur sind der Ansicht, dass zwischen Urogenitalkanal und Enddarm ein transversales Fasersystem besteht, dessen einzelne Theile sehr wechselnde Ursprungs- und Ansatzverhältnisse aufweisen. Ich schließe mich dieser Auffassung an und halte es für richtiger nicht mehrere Mm. transversi perinei, die doch in ihrem Vorkommen und ihrer Gestalt vielfach wechseln, zu beschreiben. Vielmehr möchte ich sagen: Es existirt eine Gruppe quer verlaufender Fasern zwischen Enddarm und Urogenitalkanal. Diese entspringen in verschiedener Höhe am absteigenden Schambein- und aufsteigenden Sitzbeinast und können sich so in verschiedenen Schichten darstellen. Die Muskelbündel durchqueren das Becken in transversaler Richtung. Nahe der Mittellinie angelangt senken sie sich zum Theil in den M. bulbo-cavernosus oder M. sphincter ani externus ein. Der Rest verschmilzt mit entsprechenden Partien der anderen Seite in einer medianen Raphe.

M. transversus vaginae. Lesshaft.

Lesshaft[1] führt aus, dass von Führer der M. transversus vaginae s. transversus urethro-vaginalis mit Unrecht für ein Analogon des männlichen M. transversus urethrae gehalten wurde. Er fand denselben als ein konstantes Gebilde, das in nur wenigen Fällen »einseitig sehr schwach entwickelt war«. »Der Muskel beginnt schräg von der Innenfläche des absteigenden Schambeinastes« und verläuft von hier aus median- und ventralwärts in den Zwischenraum zwischen Scheide und Harnröhre. »Die Fasern dieses Muskels verflechten sich vor der Scheide mit den unteren Fasern des M. constrictor urethrae, mit dem schwammigen Gewebe der vorderen Wand der Scheide nach unten bis zur oberen Fläche der Lamina profunda Fasciae perinei propriae. Hier begegnen und verflechten sich die Fasern der Muskeln von beiden Seiten«.

Dieser in neuerer Zeit allein von Lesshaft gesondert beschriebene Muskel bildet einen neuen Beweis für das Detaillirungsbestreben dieses Forschers, dem wir allerdings nicht beipflichten können. Vielmehr sehen wir den M. transversus vaginae als eine Partie des M. transversus perinei profundus an, worauf auch Lesshaft selbst hinweist.

M. transversus urethrae. Lesshaft.

Ein M. transversus urethrae wurde unter verschiedenen Namen, wie Lesshaft[2] (1873) näher ausführt, öfters beschrieben, vielfach aber auch seine Existenz in Abrede gestellt. Lesshaft will ihn beim Manne fast beständig gefunden haben, wenn auch häufig in ganz geringer Ausbildung. Er entspringt von der Innenfläche des absteigenden Schambeinastes, also etwas cranial, und bei dem schrägen Verlauf der Knochenleiste auch ventral vom Ursprung des M. transversus perinei profundus. Seine Faserrichtung ist eine schräg median-ventrale. Bei diesem Verlauf erlangt der Muskel fächerförmige Gestalt und lagert auf die ventrale Fläche der Harnröhre. Hier gehen die entsprechenden Muskeln beider Seiten in der Mittellinie in einander über, oder befestigen sich an einem bindegewebigen Streifen, der mit der Harnröhre in fester Verbindung steht. Ein Theil der Fasern umgreift die Vena dorsalis penis. Dass Lesshaft einen ähnlichen Muskel auch beim Hunde beobachtete, haben wir bereits

[1] l. c. 21 b. pag. 501—503. [2] l. c. 21 a. pag. 45—48.

früher erwähnt. Zugleich bespricht er hier die im Wesentlichen übereinstimmenden vergleichenden Angaben von Cuvier, Houston, Kobelt.

Beim Weibe[1] ließ sich der M. transversus urethrae nur in selteneren Fällen genau verfolgen, bot aber im Ganzen ein ähnliches Bild wie sein Analogon beim Manne.

Ganz dieselbe Beschreibung giebt uns Paulet[2] (1877) von seinem M. transversus perinei profundus. Dieser ist nach Paulet's Ansicht der einzige thatsächlich existirende quere Dammmuskel, abgesehen von dem sehr seltenen M. transversus superfic. Alle übrigen geschilderten Gebilde hält Paulet für Kunstprodukte.

Eine andere Auffassung hat Cadiat[3] (1877) gewonnen. Er fand niemals einen querverlaufenden Dammmuskel, der auf der Ventralseite der Harnröhre liegt und Beziehungen zu den Venen besitzt. Desshalb schlägt er vor, die Beschreibung eines Guthrie'schen Muskels gänzlich fallen zu lassen, eben so wie die eines M. Wilsonii.

Hoffmann[4] (1877) will den von Houston beschriebenen M. transversus urethrae beim Menschen nur sehr inkonstant gefunden haben.

Tschaussow (1883)[5] stellt den M. transversus urethrae als einen Theil seines M. constrictor urethrae in folgender, mir durchaus nicht verständlicher Weise dar: »andere Bündel liegen vor der Urethra in der Art eines Bandes, das die Vorderfläche der Vorsteherdrüsenspitze und der Pars membranacea bis zur Synchondrosis pubis bedeckt — es ist das der M. transversus urethrae Autorum, dessen Fasern sich nach außen bis zum Fortsatze der Beckenfascie erstrecken, welche bei Müller den Namen des Lig. ischio-prostaticum, dagegen bei Lesshaft den des inneren Fortsatzes der Fascia pelvis trägt. Seine der Prostata zunächst liegenden Fasern sind kurz, querverlaufend, dagegen sind die Fasern bei der Synchondrose bogenförmig«. Die Existenz eines querverlaufenden Dammmuskels, der auf der Ventralseite der Harnröhre liegt und die Vena dorsalis penis komprimirt, stellt Tschaussow durchaus in Abrede.

In der Aufstellung eines M. transversus urethrae muss ich Lesshaft auf Grund meiner vergleichend-anatomischen Beobachtungen durchaus beipflichten. Wir haben einen querverlaufenden Muskel, der vom Sitzbein zur Ventralseite der Harnröhre zieht, wo er zur Vena dorsalis in Beziehungen tritt, vielfach beobachtet und legten

---

[1] l. c. 21 b. pag. 503, 504. [2] l. c. 24. pag. 172—177. [3] l. c. 3. pag. 52.
[4] l. c. 11. pag. 715. [5] l. c. 31. pag. 399 ff.

ihm besondere Bedeutung bei, da wir ihn als einen primitiven Rest des ursprünglichen M. ischio-cavernosus ansahen. In gleicher Weise erscheint uns auch beim Menschen das Vorkommen eines M. transversus urethrae als ein atavistischer, morphologisch hervorragend wichtiger Befund, da er das Überbleibsel einer ersten Differenzirung des primitiven M. sphincter cloacae darstellt.

Steißbeinmuskeln.

Die gesammte zum Steißbein in Verbindung stehende Muskulatur des Menschen wurde von Lartschneider in einer erst vor circa einem Jahr erschienenen Arbeit eingehend untersucht und durch vergleichend-anatomische Betrachtungen aufgeklärt. Da Lartschneider die Klarlegung der verschiedenartigen Beziehungen der Schwanzmuskeln des Menschen unter einander und zu den Fascien anstrebte, hat er in mancher Hinsicht die Verhältnisse bei Thieren genauer geprüft als wir. Uns war zunächst nur daran gelegen, durch eine lange Reihe von Formen die Sonderstellung von M. levator ani und M. sphincter ani zu verfolgen, außerdem zu untersuchen, welche Zusammenhänge zwischen M. spinoso-caudalis und M. levator ani bestehen. Ein solcher fand sich überhaupt nicht, so weit unsere Untersuchungen reichten. Ich bin aber doch der Ansicht, dass genetische Beziehungen zwischen dem Dreimuskelkomplex und dem M. spinoso-caudalis vorhanden sind. Straus-Durckheim hatte offenbar einen ähnlichen Gedanken, wenn er ausspricht, dass der M. spinoso-caudalis an seiner Insertion einem Theil des M. sacro-caudalis entspricht. Fortgesetzte Untersuchungen an niederen Formen geben uns vielleicht Anhaltspunkte hierfür, außerdem aber auch über die Genese des Dreimuskelkomplexes, als dessen ursprünglichsten Theil wir den der Innenfläche der Wirbelsäule auflagernden M. sacro-caudalis ansehen.

Da ich in der Auffassung der Steißbeinmuskulatur mich durchaus Lartschneider anschließe und auch im Ganzen zu denselben Beobachtungsresultaten gelangt bin, gebe ich hier nur in kurzen Zügen seine Hauptergebnisse wieder und verweise im Übrigen auf die Originalabhandlung.

Der M. levator ani besteht aus einer Portio pubica und Portio iliaca. Diese beiden sind homolog den Mm. pubo-caudalis und ilio-caudalis der Säugethiere. Die Gestaltung des M. levator ani des Menschen ist sehr ähnlich den Verhältnissen bei Hylobates und

ist in ganz analoger Weise abzuleiten und zu beurtheilen. Wie bei den Thieren, so stellt LARTSCHNEIDER[1] auch beim Menschen den Übergang medialer Fasern des M. pubo-coccygeus in die Mastdarmwand in Abrede. Er sagt: »So weit meine Erfahrungen reichen, besteht auch beim Menschen die Verbindung des M. levator ani mit dem Mastdarm nur darin, dass sich Längsbündel der Mastdarmwand theils an die Fascia pelvina ansetzen, theils zwischen die Fasern des M. levator ani eindringen und sich dort mit dem intermuskulären Bindegewebe verbinden, und dass dem M. recto-coccygeus der geschwänzten Säugethiere entsprechende Muskelbündel zwischen dem Mastdarm und dem Levator ani verlaufen und beide vielfach durchsetzen.« Mit dieser Ansicht stehen verschiedene Litteraturangaben in Widerspruch. HOLL[2] fand mediale Partien des M. levator ani durch Faseraustausch in innigster Verbindung mit den seitlichen Wandungen des Rectum. Aus den Angaben von ROUX[3] über den M. levator ani wollen wir hier nur hervorheben, was er über die Beziehungen dieses Muskels, und zwar einer tiefen Schicht desselben, zum Enddarm berichtet. Wir führen seine eigenen Worte an: »Ihre Fasern konvergiren von beiden Seiten her gegen die Afterspalte und dringen zwischen den Sphincter internus und externus ein, um sich großentheils dem glatten Längsfasersystem der Mastdarmwand anzuschließen und mit ihm durch den Sphincter externus hindurch zur Haut zu gelangen. Die quergestreiften Elemente verschwinden dabei so ganz allmählich, dass von einer bestimmten Endigung derselben nicht gesprochen werden kann. Sie gehen einfach in den Zügen glatter Längsfasern auf.« LESSHAFT[4] trennt als M. levator ani proprius die am Rectum inserirende Portion des Muskels von dem Rest ab, rechnet dazu aber noch den glatten M. recto-coccygeus TREITZ. Die quergestreiften Bündel aus dem M. levator ani wie die glatten aus dem M. recto-coccygeus senken sich zwischen die Mm. sphincter ani externus und internus ein und »gehen in elastische Fasern über, welche bis zum Bindegewebe des Afters sich verfolgen lassen, wo sie endigen, indem sie sich in das Unterhautbindegewebe inseriren«.

Ich selbst habe bei Thieren keine mikroskopischen Untersuchungen über die Endigungsweise der Fasern des M. pubo-caudalis an der Wand des Rectum angestellt und stütze mich lediglich auf meine

[1] l. c. 19. pag. 122. [2] l. c. 12. pag. 228—230. [3] l. c. 27. pag. 727—729.
[4] l. c. 21 b. pag. 486—490.

makroskopischen Erfahrungen, die mir deutlich zeigten, dass mediale Theile des M. pubo-caudalis an der seitlichen Fläche des Rectum sich befestigten und mit dem M. sphincter ani externus verbanden. Diese eigenen Beobachtungen im Zusammenhalt mit den oben erwähnten Zeugnissen exakter Forscher veranlassen mich vorläufig im Widerspruch zu den Mittheilungen Lartschneider's eine innige Verbindung zwischen M. pubo-caudalis und Mastdarmwand anzunehmen.

Reste eines M. spinoso-caudalis hat Lartschneider beim Menschen stets gefunden. Häufig allerdings bestand derselbe in der Hauptsache aus sehnigem Gewebe, dem gegenüber spärliche muskulöse Partien ganz zurücktraten. Die Mm. sacro-caudales sind beim Menschen hochgradig reducirt, aber eben so wie bei den menschenähnlichen Affen noch nachweisbar. Lartschneider fand sie unter 110 Präparaten 102mal, beweist also damit ihr nahezu konstantes Vorkommen.

Glatte Muskulatur.

Auch bezüglich der selbständigen glatten Muskelgebilde in der Dammgegend des Menschen folge ich in der Hauptsache den Ausführungen Lartschneider's. Von Treitz wurde zuerst beim Menschen ein paariger glatter Muskel beobachtet, der zwischen Steißbein und Enddarm sich ausdehnt. Er sollte entspringen vom Periost des Steißbeines auf dessen ventraler Fläche, und zwar beiderseits lateral von der Mittellinie. Treitz hebt hervor, dass er mit dem Levator ani innig verbunden erscheint und aus diesem Grunde wahrscheinlich lange unbeachtet blieb.

Holl[1] schilderte eine zusammenhängende, paarig angelegte, glatte Muskelmasse, die den M. recto-coccygeus Treitz und zugleich den M. praerectalis Henle umfasst. Er entspringt schmal zu beiden Seiten der Mittellinie an der Innenfläche des zweiten bis dritten Steißwirbels, verbreitert sich zu einer dünnen, sagittal gestellten Platte, die den seitlichen Flächen des Rectum eng verbunden ist und setzt sich ventralwärts fort bis auf die lateralen Theile des Urogenitalkanales und der Prostata. Roux[2] beurtheilt die Verhältnisse in etwas anderer Weise, doch stimmt seine Beschreibung mit den Angaben von Holl überein. Der M. praerectalis Henle wird von Roux als M. recto-urethralis aufgeführt. Noch richtiger werden wir

[1] l. c. 12. pag. 235, 236.
[2] l. c. 27. pag. 729, 730.

ihn wohl dem M. recto-coccygeus s. retractor recti beiordnen. Beim Weibe fehlte der M. recto-urethralis. Lesshaft[1] schildert nur den zum Rectum gehenden Theil des M. recto-coccygeus, dessen Fasern sich innig durchflechten mit Bündeln des M. levator ani und M. sphincter ani externus. Dasselbe finden wir auch bei Lartschneider[2], der aber in so fern zu einer abweichenden Ansicht gelangt ist, als er den M. recto-coccygeus nicht vom Periost des Steißbeines, sondern von der »gemeinsamen Endsehnenplatte der beiderseitigen Portio pubica des Levator ani« entspringen lässt.

Aus diesen verschiedenen Angaben geht hervor, dass sowohl beim Manne wie beim Weibe ein glatter M. recto-coccygeus vorhanden ist. Derselbe repräsentirt aber nach den meisten Schilderungen nur einen M. retractor recti, während er nach der Darstellung von Holl und Roux, nach Letzterem nur beim Manne, in ventraler Richtung noch bis zum Urogenitalkanal reicht. Wir sehen also, dass beim Menschen eine Bildung sich erhalten hat, die wir bei Arctopitheken, Platyrrhinen, Katarrhinen und Anthropoïden vergebens suchten. Es ergiebt sich hierin ein direkter Anschluss des menschlichen Befundes an die Prosimier; letztere besaßen ebenfalls einen M. rectractor recti, der aber keine Fortsetzung bis zum Urogenitalkanal aufweist. Ein M. retractor penis fehlt den Menschen eben sowohl wie den Prosimiern. Ein solcher erscheint vielmehr als eine eigenthümliche Bildung derjenigen Thiere, bei denen der Penis in ausgedehntem Maße durch eine Hautfalte am Abdomen befestigt ist. Da es nicht wahrscheinlich ist, dass unter den Vorfahren des Menschen der M. recto-coccygeus einmal verloren ging und erst vom Menschen wiedererworben wurde, so müssen wir annehmen, dass in dieser Beziehung bei den Affen ein einseitiger Entwicklungszustand vorliegt, wahrscheinlich bedingt durch ein Umschlagen des Darmendes nach der Bauchseite hin.

Ferner beobachtete Lartschneider bei seinen Präparaten eine kräftige glatte Muskelmasse, die sich von der dorsalen Wand des Mastdarmes loslöst und an der Sehnenplatte auf der Ventralfläche des Steißbeines inserirt. Er sieht dieselbe als Homologon des Afterschweifbandes der Hunde, also unseres M. caudo-rectalis an. Auch hierin ist bei dem Menschen ein primitiveres Verhalten gewahrt geblieben, in so fern wir bei den menschenähnlichen Affen einen M. acudo-rectalis nicht konstatiren konnten. Wir müssen uns diese Er-

[1] l. c. 21 b. pag. 486—490. [2] l. c. 19. pag. 112.

scheinung dahin deuten, dass der Muskel den Anthropoïden verloren ging wegen der eigenartigen Lagerung des Anus am caudalen Ende der Rückenfläche.

Schlussergebnisse.

Wir schließen unsere Untersuchungen damit ab, dass wir unsere Hauptresultate bezüglich der menschlichen Dammmuskulatur noch einmal kurz zusammenstellen. Auf der Grundlage der vorstehenden Erwägungen gelangen wir zu folgender genetischer Darstellung der Perinealmuskulatur des Menschen:

Die Muskeln am Beckenausgang des Mannes wie des Weibes gehören drei verschiedenen Systemen an. Wir unterscheiden:

1) die vom N. pudendus von außen her innervirten Muskeln[1];
2) die vom Plexus ischiadicus von innen her innervirten Muskeln;
3) die glatte Muskulatur.

Diese drei Gruppen sind im primitiven Ausgangsstadium folgendermaßen angeordnet: Ein von außen aus dem N. pudendus innervirter kräftiger einfacher Ringmuskel umgiebt die Kloake, in die Enddarm und Urogenitalkanal gemeinsam ausmünden. Er bildet einen völlig in sich geschlossenen Ring und steht nach keiner Seite hin in Verbindung mit anderen Muskeln oder Skelettheilen. Die Sitzbeinäste sind lateralwärts gewandt, der Beckenausgang weit, der Schwanz lang und kräftig. Zu der Senkung des letzteren dient der aus den Mm. sacro-caudalis, pubo-caudalis und ilio-caudalis bestehende Dreimuskelkomplex, die Seitwärtsbewegung besorgt der M. spinoso-caudalis. Die medialen Partien des M. pubo-caudalis sind nur durch lockeres Bindegewebe mit Enddarm und Urogenitalkanal verbunden.

Die glatte Muskulatur besteht aus dem unpaaren M. caudo-rectalis und dem paarigen M. retractor cloacae.

Die hauptsächlichsten Veränderungen gehen an dem M. sphincter cloacae vor sich.

Zunächst rücken die Sitzbeinäste nach der Mittellinie hin, das Becken verengt sich in transversaler Richtung. Zugleich gelangen

[1] Der subcutanen Muskulatur weisen wir hier keine besondere Stellung an. Sollte ihr eine solche in der That zukommen, so ergiebt sich die Ableitung eines M. sphincter ani subcutaneus aus einem M. sphincter cloacae subcutaneus ohne Schwierigkeiten. In der Umgebung des Urogenitalkanales scheinen sich nur in der Haut des Scrotum nennenswerthe subcutane Muskelzüge erhalten zu haben.

von der Wand des Rectum aus innerhalb des Ringmuskels Analdrüsen zu kräftiger Volumentfaltung. Dadurch nähert sich der M. sphincter cloacae den Sitzbeinleisten und tritt auf beiden Seiten mit diesen in Verbindung durch einen schmalen Muskelstrang. Da sich unterdessen auch in der ventralen Wandung des Urogenitalkanals Schwellkörper entwickelt haben, bezeichnen wir die schmalen Muskelchen, die vom Sitzbein zur muskulösen Bedeckung der Schwellkörper ziehen, als Mm. ischio-cavernosi. Weiterhin nimmt der Umfang der Corpora cavernosa zu. Die Crura penis s. clitoridis wölben einen Theil des M. sphincter cloacae vor sich her, drängen sich weiterhin auch in die Mm. ischio-cavernosi ein und erhalten so zugleich eine muskulös-sehnige Umhüllung, wie auch eine Befestigung am Sitzbeinrand. Die Mm. ischio-cavernosi des Menschen sind damit am Ende ihrer Ausbildung angelangt.

Nicht der gesammte primitive M. ischio-cavernosus, der zunächst noch in direkter muskulöser Verbindung mit dem M. sphincter cloacae stand, ist in die Muskelkapsel für die Crura penis s. clitoridis aufgegangen. Von demselben blieb auf jeder Seite ein schmales Muskelbündel übrig. Hand in Hand mit der stärkeren Entwicklung der Schwellkörper schwanden auf der Ventralfläche des Urogenitalkanals die muskulösen Theile und wurden durch eine Aponeurose ersetzt, von der nun nach beiden Seiten hin die Fasern des Ringmuskels zu entspringen scheinen. Ein Theil dieser Aponeurose erscheint nun auch als gemeinsame Endsehne der beiden schmalen Muskelreste des primitiven M. ischio-cavernosus. Deren gemeinsame Endsehne sondert sich und tritt in Beziehungen zu der Vena dorsalis penis s. clitoridis. Auf diese Weise sehen wir die Mm. ischio-urethrales oder transversi urethrae entstehen.

Während dieser Vorgänge haben sich im Bereich des M. sphincter cloacae noch Veränderungen vollzogen, entsprechend denen, die wir auf den Textfiguren 5—10 pag. 498, 499, 502, 503 abbildeten. Rectum und Urogenitalkanal haben sich immer mehr von einander getrennt, die Kloake ist verstrichen und der gemeinsame Schließmuskel sondert sich in zwei selbständige Sphincteren für Enddarm und Urogenitalsinus. Beide aber stehen noch unter einander in Verbindung durch die geraden Verbindungszüge, die für die genetische Zusammengehörigkeit der beiden Theile Zeugnis ablegen. Der Zustand des menschlichen Weibes entspricht etwa der Textfigur 8, nur mit dem Unterschied, dass Anus und Vulva im Verhältnis nicht so weit von einander entfernt sind, und dass statt der Muskelfasern auf der Ven-

tralfläche des Urogenitalsinus eine sehnige Ausbreitung vorhanden ist. Beim Manne haben sich die Schwellkörper mehr in die Länge entwickelt und stärker nach der Bauchfläche hin umgeschlagen. Daraus resultirte zunächst ein annähernd sagittaler Verlauf der oberflächlichen Theile des M. bulbo-cavernosus, wie Textfigur 9 andeutet. Ähnliche Befunde boten die männlichen Arctopitheken. In funktioneller Beziehung zu dem Bulbus corporis spongiosi vereinigten sich nun die neben einander verlaufenden Fasern beider Seiten in einer medianen Raphe, wobei sie eine transversale Verlaufsrichtung annahmen. Die Raphebildung schreitet vom Bulbus her in caudaler Richtung fort, wie uns die Textfiguren 3 und 4 pag. 471, 472 veranschaulichen. Die letztere stellt bezüglich des M. bulbo-cavernosus den gewöhnlichen Befund beim Manne dar.

Längs der Urethra sind sowohl vom männlichen wie vom weiblichen M. bulbo-cavernosus aus Ringfasern in das Becken hinein gewandert und haben eine gesonderte Schicht um die Pars membranacea urethrae gebildet; es ist der M. urethralis entstanden. Umordnungen von Ringfasern in schräge und longitudinale Richtung haben nur sekundäre Bedeutung.

Bis hierher erwiesen sich die Trennung der Kloake in gesonderte Öffnungen für Anus und Urogenitalsinus, das Auseinanderweichen von Rectum und Urogenitalkanal, sowie die Entfaltung der Schwellkörper als die wesentlichsten Faktoren für die Umbildungen der Dammmuskulatur.

Für die weiteren Veränderungen sind zwei andere Umstände in erster Linie verantwortlich zu machen. Das ist einmal die hochgradige Reduktion des Caudaltheiles der Wirbelsäule und weiterhin die Aufrichtung des Körpers. Gerade durch letztere wird eine erhebliche Lage- und Druckveränderung der Beckeneingeweide bedingt und glaube ich mir dadurch erklären zu sollen, dass aus den geraden Verbindungszügen vom M. sphincter ani her einzelne Fasern an der Symphyse Befestigung gewinnen. Von hier aus wandern sie auf beiden Seiten am Schenkel des Arcus pubis entlang und bilden die Grundlage für den M. transversus perinei, der durch stärkere funktionelle Inanspruchnahme aus diesen unregelmäßigen Zügen als kräftigeres, konstantes Gebilde hervorgeht. Derselbe zeigt auch selbst noch viel Wechsel in seiner Gestaltung und lässt sich in mehrere Schichten sondern. Seine Abstammung vom M. sphincter cloacae geht daraus hervor, dass er meist durch Faseraustausch in inniger Verbindung zum M. sphincter ani externus und M. bulbo-cavernosus steht.

Der Zusammenhang der medialen Partien des M. pubo-caudalis mit dem Enddarm ist allmählich ein immer festerer geworden, bis endlich Muskelbündel aus dem M. pubo-caudalis sich ganz loslösten und nicht mehr bis zur Insertion am Schwanz gelangten, sondern mit der Wandung des Rectum verschmolzen. Die Reduktion des Schwanzes führt eine Verkümmerung der zu seiner Bewegung dienenden Muskeln herbei. Dadurch wird hauptsächlich der M. sacro-caudalis, ilio-caudalis und spinoso-caudalis betroffen, während der M. pubo-caudalis wegen seiner Wirkung auf den Enddarm sich relativ kräftig erhält. Mit der Aufrichtung des Körpers erwachsen für die Mm. spinoso-caudalis und ilio-caudalis neue Aufgaben, da sie unter den veränderten Druckverhältnissen berufen sind ein festes Diaphragma pelvis zu bilden. Ihre Funktion ist daher eine mehr passive als aktive und erklärt es sich daraus, dass in diesen beiden Muskeln die muskulösen Theile sehr reducirt und durch straffes sehniges Gewebe ersetzt werden.

Der M. sacro-caudalis ist bis auf einen ganz geringen Rest verschwunden.

Die unbedeutendsten Veränderungen sehen wir an der glatten Muskulatur vor sich gehen. Der M. caudo-rectalis behält überhaupt sein ursprüngliches Verhalten bei. Der M. retractor cloacae theilt sich mit der Sonderung der Kloake an seinem Ende in zwei Portionen, von denen die eine in die Wandung des Enddarmes, die andere in die des Urogenitalkanales übergeht.

Die vorliegende Arbeit wurde bereits vor längerer Zeit im anatomischen Institut zu Heidelberg begonnen und in den Monaten Januar bis April 1896 daselbst zu Ende geführt. Die Anregung zu derselben verdanke ich Herrn Geheimrath Gegenbaur, der meine Untersuchungen stets mit seinem Rath leitete und unterstützte. Dafür möchte ich ihm auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aussprechen. Zu großem Danke verpflichtet fühle ich mich auch Herrn Professor Dr. Klaatsch, der meine Arbeiten jederzeit mit Interesse verfolgte und mir manchen werthvollen Rath ertheilte.

Heidelberg, den 20. April 1896.

Litteraturverzeichnis.

Die mit einem * bezeichneten Werke waren mir nicht zugänglich.

1) Blum, Die Schwanzmuskulatur des Menschen. Medic. Inaugural-Dissertation. Freiburg i. B. 1894.
2) Bronn, Klassen und Ordnungen des Säugethierreichs. Fortgesetzt von Dr. Leche. Leipzig und Heidelberg 1890. Mammalia. 35. und 36. Lieferung.
3) Cadiat, Étude sur les muscles du périnée en particulier sur les muscles dits de Wilson et de Guthrie. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Paris 1877. pag. 39—59.
4) Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. II. éd. Paris 1835.
5) Eggeling, Die Dammmuskulatur der Beutelthiere. Medic. Inaugural-Dissert. Heidelberg 1895.
6) Ellenberger und Baum, Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891.
7) *Frank, Handbuch der Anatomie der Hausthiere. 3. Aufl. von P. Martin. Stuttgart 1892.
8a) C. Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. II. Aufl. Leipzig 1870.
8b) —— Anatomie des Menschen. VI. Aufl. Leipzig 1896.
9) *Gurlt, Anatomische Abbildungen der Haussäugethiere mit erläuterndem Text.
10) Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Bd. II. Handbuch der Eingeweidelehre des Menschen. Braunschweig 1866.
11) Hoffmann, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1877.
12) M. Holl, Über den Verschluss des männlichen Beckens. Archiv für Anat. und Physiologie. Anatom. Abtheilung. Leipzig 1881. pag. 225—271.
13) Hyrtl, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 12. Aufl. Wien 1873.
14) H. Klaatsch, Über Marsupialrudimente bei Placentaliern. Morphol. Jahrb. Bd. XX. 1893. pag. 276—288.
15) Kobelt, Die männlichen und weiblichen Wollustorgane des Menschen und einiger Säugethiere. Freiburg i. B. 1844.
16) Kohlbrügge, Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates, in: Weber, Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien. Leiden 1890—1891. Bd. I. pag. 211—354.
17) Kollmann, Der Levator ani und der Coccygeus bei den geschwänzten Affen und den Anthropoiden. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der 8. Versammlung in Straßburg. 1894. pag. 198—205.
18) Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie. Hannover 1879. Bd. II.
19) J. Lartschneider, Die Steißbeinmuskeln des Menschen und ihre Beziehungen zum M. levator ani und zur Beckenfascie. Denkschriften der kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Mathem.-naturwissenschaftl. Klasse. Bd. LXII. Wien 1895. pag. 95—136.
20) *Leisering und C. Müller, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugethiere. Berlin 1885.

21a) Lesshaft, Über einige die Urethra umgebende Muskeln und Fascien. Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. Leipzig 1873. pag. 17—75.

21b) —— Über die Muskeln und Fascien der Dammgegend beim Weibe. Morpholog. Jahrbuch. Bd. IX. Leipzig 1884. pag. 475—533.

22) *Leyh, Handbuch der Anatomie der Haussäugethiere. Stuttgart 1850.

23) *F. Müller, Lehrbuch der Anatomie der Haussäugethiere. Wien 1885.

24) Paulet, Recherches sur l'anatomie comparée du périnée. Journal de l'anatomie et de la physiol. Robin et Pouchet. Paris 1877. pag. 144—180.

25) Rauber, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 4. Aufl. Leipzig 1892. Bd. I.

26) Robin et Cadiat, Sur la Structure et les rapports des téguments dans les régions anale, vulvaire et du col utérin. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Paris 1874. pag. 589—620.

27) C. Roux, Beiträge zur Kenntnis der Aftermuskulatur des Menschen. Archiv für mikr. Anatomie. Bonn 1880. Bd. XIX. pag. 721—731.

28) G. Ruge, Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate, aus: Semon, Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Jena 1895. Bd. II. pag. 77—153.

29) E. Schwalbe, Zur vergleichenden Anatomie der Unterarmarterien etc. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXIII. 3. Heft. Leipzig 1895.

30) Straus-Durckheim, Anatomie descriptive et comparative du chat. Paris 1845.

31) Tschaussow, Resultate makro- und mikroskopischer Untersuchungen über die tiefen Muskeln des vorderen Dammes beim Manne und über das Verhalten der Venen zu ihnen. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. Leipzig 1883. pag. 397—411.

Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier.

(Zweite Fortsetzung der »Theorie des Mesoderms«.)

Von

Carl Rabl.

Mit Tafel XIII—XIX und 32 Figuren im Text.

Bei der bisherigen Darstellung der Differenzirung des Mesoderms der Selachier habe ich von der Entwicklung des Urogenitalsystems ganz abgesehen. Der Gegenstand hat in neuerer Zeit, namentlich durch RÜCKERT und VAN WIJHE, eine eingehende Bearbeitung erfahren[1]. Obwohl ich gern die Sorgfalt dieser Unter-

[1] Die hier in Betracht kommenden Publikationen sind zunächst folgende:

1) C. SEMPER, Die Stammverwandtschaft der Wirbellosen und Wirbelthiere. Arbeiten aus dem zool.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. II. 1875. pag. 25—76.

2) —— Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Ebenda. pag. 195—509.

3) F. M. BALFOUR, A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878.

4) J. BEARD, The origin of the segmental duct in Elasmobranchs. Anat. Anzeiger. 1. Oktober 1887.

5) J. RÜCKERT, Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1888.

6) —— Zur Entwicklung des Exkretionssystems der Selachier. Eine Erwiederung an Herrn VAN WIJHE. Zoolog. Anzeiger. 7. Januar 1889.

7) J. W. VAN WIJHE, Die Betheiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges. Zoolog. Anzeiger. 1. November 1886.

8) —— Verslag der verrichtingen van den ondergesteekende aan de Nederland'sche Werktafel in het Zoologisch Station van prof. DOHRN, te Napels, 10. Maart—26. Juli 1887.

suchungen anerkenne, erschien mir doch schon seit Jahren eine abermalige Bearbeitung des Gegenstandes durchaus nothwendig.

Meine Untersuchungen wurden daher auch schon im Jahre 1888 begonnen und damals ungefähr ein Jahr lang fortgesetzt; dann habe ich sie längere Zeit liegen lassen und erst im Herbst 1893 wieder aufgenommen. Mittlerweile hatte ich zahlreiche neue Präparate angefertigt, an denen ich meine früheren Ergebnisse kontrolliren und erweitern konnte. Zum dritten Male wurde die Arbeit im Herbst 1895 aufgenommen und nun auch zu Ende geführt.

I. Die Vorniere vom Beginn ihrer Entwicklung bis zum Höhestadium ihrer Ausbildung.

Die erste Andeutung der Vorniere sehe ich an einer Horizontalschnittserie durch einen Pristiurusembryo mit 25 Urwirbeln; sie giebt sich darin zu erkennen, dass in drei auf einander folgenden Segmenten die laterale Urwirbellamelle unmittelbar vor ihrem Übergang in die parietale Seitenplatte gegen das Ektoderm etwas vorgewölbt ist. Deutlicher tritt diese Vornierenanlage an einer Querschnittserie durch einen Embryo mit 26—27 Urwirbeln hervor. Sie beginnt hier am Hinterende des siebenten Gesammtsegmentes[1] und erstreckt sich über vier Urwirbel. Im siebenten Segment ist sie ganz klein und

9) J. W. van Wijhe, Über die Entwicklung des Exkretionssystems und anderer Organe bei Selachiern. Anatom. Anzeiger. 18. Januar 1888.

10) —— Bemerkung zu Dr. Rückert's Artikel über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Zoolog. Anzeiger. 1. Oktober 1888.

11) —— Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.

12) E. Laguesse, Sur le développement du Mesenchyme et du pronéphros chez les Sélaciens (Acanthias). Comptes rendus hebdomadaires des séances et mémoires de la société de Biologie. Tome III. Série IX. 1891. pag. 861—863. Sitzung vom 19. December.

Von diesen Publikationen werden im Folgenden hauptsächlich die unter 1, 2, 3, 5, 11 und 12 angeführten berücksichtigt werden. Die übrigen (6, 7, 8, 9 und 10) sind entweder vorläufige Mittheilungen oder rein polemischen Inhalts ohne allgemeines Interesse. Der Aufsatz Beard's enthält bloß die Angabe, dass der Vornierengang bei Scyllium ektodermalen Ursprungs sei. Es wurde nur ein einziger Embryo daraufhin untersucht.

[1] Ich gebrauche den Ausdruck Gesammtsegment für Urwirbel überhaupt, ganz ohne Rücksicht auf die vielen Hypothesen, die über die Metamerie des Selachierkopfes aufgestellt worden sind. Das erste Gesammtsegment ist also gleichbedeutend mit dem ersten, deutlich als solchem erkennbaren Urwirbel.

unansehnlich, im achten und neunten ist sie mächtiger und im zehnten ist sie wieder so klein wie im siebenten. Da die einzelnen Urwirbel unmittelbar auf einander folgen und durch keine irgendwie in Betracht kommenden Zwischenräume getrennt sind, so bilden die Hervorwölbungen einen kontinuirlichen, sich über vier Segmente erstreckenden Wulst; ich will diesen Wulst als Vornierenwulst bezeichnen. Dort, wo er am mächtigsten ist, zeigt er auf dem Querschnitt das Bild der Fig. 1 Taf. XIII. Dieses Bild stellt einen Schnitt durch das neunte Segment dar. Die ventrale Urwirbelgrenze ist ungefähr in der Höhe des Sternchens (*) zu ziehen. Daraus geht hervor, dass der Vornierenwulst dem ventralen Ende der Urwirbel angehört. Das Ektoderm zieht über den ganzen Wulst als ein einschichtiges, niedriges Epithel hinweg, ohne mit ihm irgend eine Verbindung einzugehen.

An den Schnitten, welche den Wulst am deutlichsten zeigen und welche zugleich durch die Mitte eines Urwirbels gehen, sieht man, wie auch in Fig. 1, ganz gewöhnlich einzelne Zellen in die Urwirbelhöhle hineinragen. Dies kann entweder darin den Grund haben, dass bei der Wucherung und Vorwölbung der lateralen Urwirbellamelle einzelne Zellen aus der Reihe ihrer Genossen herausgedrängt werden, oder aber darin, dass, wie ich auf der Anatomenversammlung in Straßburg im Jahre 1894 mitgetheilt habe, in einschichtigen Epithelien die Zellkerne jedes Mal, sobald sie sich zur Theilung anschicken, nach der freien Seite des Epithels vorgeschoben werden. Solche Kerne treten dann erst später, einige Zeit nach Ablauf der Theilung, wieder in die Tiefe.

Meine Befunde über die erste Anlage der Vorniere stimmen mit denen van Wijhe's in so fern überein, als auch er nur das Mesoderm an der Bildung dieser ersten Anlage betheiligt sein lässt. Er giebt an, dass die Vorniere von Pristiurus sich im Stadium von 27 Urwirbeln als eine Ausstülpung der Somatopleura im »unteren Theile des dritten, vierten und fünften Rumpfsomites« bilde. Van Wijhe ist also der Ansicht, dass sich die Vorniere bei dem genannten Squaliden nur über drei Segmente erstreckt. Wenn man nun auch in Betreff des in Rede stehenden Stadiums darüber getheilter Meinung sein kann, ob die kleine Ausstülpung des zehnten Gesammtsegmentes noch zur Vornierenanlage zu rechnen sei, so lassen doch spätere Stadien keinen Zweifel darüber zu, dass in der Regel nicht drei, sondern vier Segmente an der Bildung der Vorniere betheiligt sind; nur in seltenen Ausnahmsfällen beträgt die Zahl der

Vornierensegmente bloß drei. Was ferner die Angabe betrifft, dass die Vorniere im dritten Rumpfsegmente beginnt, so habe ich dazu zu bemerken, dass dieses vermeintliche dritte Rumpfsegment dem siebenten Gesammtsegmente meiner Zählung entspricht. Dies schließe ich wenigstens aus einer Zeichnung, die VAN WIJHE von einem, allerdings etwas älteren Embryo giebt (Fig. 13 Taf. XXXI); nach dem Texte müsste ich es für das achte Segment halten. — Eben so wie VAN WIJHE findet auch RÜCKERT, dass »die Vorniere zuerst als mesodermale Bildung in Gestalt von nach außen vorspringenden Verdickungen der parietalen Somitenwand« auftritt. Später soll aber der Mesodermwulst fast in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Ektoderm in Verbindung treten, so dass die Vermuthung nahegelegt werde, dass er »einen Zellenbeitrag von diesem Keimblatte« erhalte. Auch für Torpedo hält es RÜCKERT für »sehr wahrscheinlich, dass eine Betheiligung des oberen Keimblattes bei der Bildung der Vorniere stattfindet«, meint aber, dass dieselbe »nur eine sehr untergeordnete sein kann gegenüber den mesodermalen Bestandtheilen der Anlage«. Hinsichtlich der Zahl der Vornierensegmente spricht sich RÜCKERT einmal (pag. 217) dahin aus, dass »die Vorniere bei Pristiurus von fünf benachbarten Somiten« ausgehe; später aber (pag. 228) heißt es, dass »die Vornierenanlage von Pristiurus nur vier segmentale Abschnitte« enthalte. Ich selbst habe nie mehr als vier Segmente gefunden. Übrigens lässt auch VAN WIJHE in seiner ersten vorläufigen Mittheilung die Vorniere »bei Selachiern« (welchen ist nicht gesagt) »unter jederseits fünf Somiten« entstehen. — LAGUESSE, der die Vorniere an einem Acanthiasembryo von 8 mm Länge und 37 Urwirbeln untersuchte, beschreibt dieselbe folgendermaßen: »Il se présentait sous forme d'un bourgeon cellulaire (plein ou à peine excavé en deux ou trois points successifs), formé par une prolifération de la lame somatique du mésoderme immediatement au-dessous de pédicule de 7e, 8e, 9e et 10e segments. Ce bourgeon forme, après reconstitution, une éminence allongée d'avant en arrière et divisée superficiellement en trois lobes au moins.«

RÜCKERT hat gefunden, dass bei Torpedo ocellata die Vorniere »im Höhestadium ihrer Ausbildung mit sieben auf einander folgenden Mesoblastsegmenten zusammenhängt«. Damit stimmt ziemlich gut überein, was ich mir von einem Embryo von Raja alba mit ungefähr 50 Urwirbeln und drei Kiemenfurchen notirt habe; ich habe den Embryo in toto bei durchfallendem Licht untersucht und dabei schien es mir, dass sich der Vornierenwulst über acht Segmente

erstreckte. Man wird daher wohl annehmen dürfen, dass die Vorniere bei den Rajiden länger ist als bei den Squaliden. Welches Verhalten das ursprünglichere ist, lässt sich aber zur Zeit nicht entscheiden. Ich will noch erwähnen, dass bei ganz jungen Larven von Petromyzon fluviatilis (501 ^{h} post. fec. bei einer Wassertemperatur von etwa 15° C.) die Vorniere im siebenten Segmente beginnt, in welchem auch der erste der vier Vornierentrichter gelegen ist. Irgend welche weitergehende Schlüsse wird man aber aus dieser Übereinstimmung mit Pristiurus wohl nicht ziehen dürfen. —

Bei Pristiurusembryonen mit 30 Urwirbeln zeigt der Vornierenwulst noch die gleiche Beschaffenheit wie im vorigen Stadium. Fig. 2 Taf. XIII stellt einen Schnitt durch das zweite Vornierensegment eines solchen Embryo dar; links (in der Figur rechts) ist das Segment genau in der Mitte, rechts in der Nähe der vorderen Wand getroffen. An diesem Embryo konnte ich auf beiden Seiten nur drei Vornierensegmente zählen. An einem anderen Embryo mit 30—31 Urwirbeln konnte ich sogar von einer Vorniere überhaupt nichts finden; jedoch zeigte dieser Embryo auch noch außerdem solche Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der Kiemenfurchen, dass ich ihn nicht mehr als normal ansehen konnte. Es wird daher auch der Mangel der Vornierenanlage auf eine Entwicklungshemmung bezogen werden müssen. Deutlich aus vier Segmenten zeigte sich die Vorniere wieder bei einem Embryo von 33 Urwirbeln zusammengesetzt, und dasselbe gilt von allen älteren Embryonen, die ich untersucht habe und bei denen die Vorniere noch keine Rückbildung erfahren hatte. Der erwähnte Embryo von 33 Urwirbeln wurde in Horizontalschnitte zerlegt und dieser Serie ist der Schnitt der Fig. 17 Taf. XIII entnommen. Man sieht hier sehr deutlich, dass sich an der Bildung des Vornierenwulstes in erster Linie die beiden mittleren Segmente betheiligen, während das erste und vierte dabei eine etwas weniger wichtige Rolle spielen. Von einem Vornierengang ist in diesem Stadium eben so wenig etwas zu sehen wie früher. — Die beiden primitiven Aorten (*ao*) sind zwar in großer Ausdehnung mit einander verschmolzen, doch deutet ein mehrfach durchbrochenes Septum noch auf ihre frühere Trennung.

Über die Vorniere älterer Embryonen habe ich mir nach der Untersuchung in toto zunächst folgende Notizen gemacht. Bei Embryonen mit 34—35 Urwirbeln und drei inneren Kiemenfurchen zeigt die Vorniere wesentlich dieselben Verhältnisse wie in früheren Stadien; sie beginnt im siebenten Segment und endet im zehnten. Bei

Embryonen mit 40 Urwirbeln, bei denen die vierte Kiemenfurche eben in Bildung begriffen ist, erstreckt sich der Vornierenwulst über dieselben vier Urwirbel und setzt sich nach hinten in einen kurzen Vornierengang fort. Bei Embryonen mit 45 Urwirbeln und vier Kiemenspalten lässt sich der Vornierenwulst in gleicher Ausdehnung nach hinten verfolgen, wo er wieder in den Vornierengang übergeht; der Wulst beginnt in der Mitte des siebenten Segmentes, erreicht schon an der Grenze zwischen siebentem und achtem Segment seine größte Mächtigkeit, behält diese im achten und neunten Segment bei und wird sodann niedriger. Bei Embryonen mit 50 Urwirbeln endlich, an denen noch nichts von einer fünften Kiemenfurche zu sehen ist, beginnt der nun viel niedrigere Vornierenwulst gleichfalls im siebenten Segment und geht dann am neunten oder zehnten so allmählich in den Vornierengang über, dass sich eine bestimmte hintere Grenze nicht angeben lässt. — Den höchsten Grad ihrer Ausbildung zeigt die Vorniere von Pristiurus bei Embryonen mit 40—45 Urwirbeln.

Quer- und Horizontalschnitte geben genauere Aufschlüsse über den Bau unseres Organs. Die Figg. 3—7 Taf. XIII sind einer Querschnittserie durch einen Embryo mit 34—35 Urwirbeln entnommen. Fig. 3 zeigt uns einen Schnitt durch das erste Vornierensegment der linken Seite. Die kleine trichterförmige Einsenkung (*O*^{1}) in der Hervorwölbung der lateralen Urwirbellamelle stellt das erste Vornierenostium dar. Über dem Vornierenwulst sieht man eine kleine, aus zwei Zellen bestehende sichelförmige Masse, welche in diesem Schnitt weder mit dem Vornierenwulst noch mit dem Ektoderm in irgend einer Verbindung steht (*S*). Geht man in der Serie nach vorn, kopfwärts, so sieht man den Strang, dessen Querschnitt in Fig. 3 zu sehen ist, mit dem Vornierenwulst in innige Verbindung treten (Fig. 4; ja an Schnitten, welche das proximale Ende des Stranges treffen, sieht es fast aus, als wäre derselbe auch mit dem Ektoderm verschmolzen. Bei Anwendung starker Vergrößerungen (Zeiss, Apochromat-Ölimmersion) kann man sich aber überzeugen, dass es sich bloß um eine innige Anlagerung an das Ektoderm, nicht um eine wirkliche Verschmelzung handelt.

Geht man in der Serie von dem in Fig. 3 abgebildeten Schnitte nach hinten, so sieht man den erwähnten Strang sich mehr und mehr verbreitern und über den Vornierenwulst schalenförmig hinüberlegen; dabei geht er mit diesem mehrfache Verbindungen ein. Fig. 5 stellt einen Schnitt durch die Mitte des zweiten rechten

Vornierensegmentes dar und zeigt wieder eine kleine trichterförmige Einsenkung (O^{II}), die wir als zweites Vornierenostium deuten dürfen. Der Vornierenwulst ist hier mindestens doppelt so hoch als im ersten Segment und der über ihm liegende Strang *S* steht an drei Stellen mit ihm in Verbindung. Die nächste Figur (Fig. 6) zeigt uns das dritte linke Vornierensegment mit dem dritten Vornierenostium (O^{III}); wenn auch in diesem Schnitte keine Verbindung des Stranges *S* mit dem Wulste besteht, so zeigt sich eine solche doch sogleich wieder in den benachbarten Schnitten. Weiter hinten wird der Strang allmählich dünner, legt sich an das Ektoderm an und verschwindet bald gänzlich. An der in Rede stehenden Serie ist er nicht über die hintere Grenze des dritten Vornierensegmentes hinaus zu verfolgen. — Fig. 7 endlich zeigt einen Schnitt durch das vierte Vornierensegment; der Wulst ist hier sehr niedrig und das Vornierenostium (O^{IV}) stellt nur ein kleines, rundliches Grübchen dar. Hinter diesem Segment ist von der Vorniere nichts mehr zu sehen.

Es ist von Interesse, dass gerade am Anfang und am Ende des Vornierenwulstes eine Verschmelzung desselben oder vielmehr des mit ihm verbundenen Stranges mit dem Ektoderm vorgetäuscht wird. Am Anfang des Vornierenwulstes wird das Ektoderm, wie man sich an Horizontalschnitten (vgl. Fig. 18 und 19 Taf. XIII) leicht überzeugen kann, von der Seite des Körpers abgehoben; es wird also auf Querschnitten nicht senkrecht, sondern schief getroffen werden; dieses schief geschnittene Ektoderm wird aber einige Zellen des Vornierenwulstes überlagern und so wird es den Anschein bekommen, als ob Ektoderm und Mesoderm an dieser Stelle mit einander verschmolzen wären. Übrigens soll davon später noch die Rede sein. —

Eine zweite Serie durch einen Embryo von 34 Urwirbeln zeigt wesentlich die gleichen Verhältnisse; nur ist das vierte Vornierensegment noch kleiner und unscheinbarer, als in dem beschriebenen Fall. Andererseits aber erstreckt sich der erwähnte Strang noch über dieses vierte Segment hinüber. Ganz ähnlich verhält sich ein Embryo von 37 Urwirbeln; der Strang reicht hier sogar noch ein Segment über die Vorniere hinaus.

Von besonderer Wichtigkeit sind die Verhältnisse der Gefäße zu den einzelnen Abschnitten der Vorniere bei den erwähnten Embryonen. Bei einem Embryo, der diese Verhältnisse mit besonderer Deutlichkeit zeigte, erstreckten sich von der Aorta rechterseits zwischen die einzelnen Vornierensegmente kurze Divertikel hinein; auch

noch hinter der Vorniere waren hier zwei solche intersegmentale Arterien vorhanden. Linkerseits konnte ich nur zwischen dem zweiten und dritten Vornierensegmente eine ähnliche Bildung wahrnehmen, aber nicht in Form eines hohlen Divertikels, sondern in der einer soliden Wandsprosse der Aorta. Wenn an den abgebildeten Schnitten nichts von diesen Gefäßen zu sehen ist, so hat dies lediglich darin den Grund, dass durchwegs solche Schnitte gezeichnet wurden, welche durch die Mitte oder doch ungefähr durch die Mitte der Vornierensegmente gelegt waren.

Was nun die Auffassung des Stranges betrifft, der dem Vornierenwulst dorsolateral aufgelagert ist und mit ihm von Strecke zu Strecke in Verbindung tritt, so kann es nach dem, was die spätere Entwicklung lehrt, nicht zweifelhaft sein, dass wir in ihm die Anlage desjenigen Theiles des Vornierenganges zu erblicken haben, der bei anderen Formen die einzelnen Vornierenkanälchen aufnimmt (»Sammelrohr« RÜCKERT's). In der That verbindet dieser Strang die Kuppen der einzelnen Hervorwölbungen der lateralen Mesodermlamelle, aus denen der ganze Vornierenwulst zusammengesetzt ist. Zur Bildung hohler Vornierenkanälchen kommt es bei Pristiurus zunächst nicht und Alles, was von den bei den Vorfahren vermuthlich von Anfang an vorhanden gewesenen Lichtungen zurückgeblieben ist, beschränkt sich auf die kleinen trichterförmigen Einsenkungen der einzelnen Abschnitte des Vornierenwulstes. Die erste Anlage des Vornierenganges fällt also in das Stadium von 34—35 Urwirbeln. Dies stimmt mit dem überein, was VAN WIJHE darüber ermittelt hat. —

Ich lasse nun die Beschreibung der Querschnittsbilder folgen, welche man von der Vorniere im Stadium von 38—40 Urwirbeln erhält. Einer solchen Serie sind die Figg. 8—15 Taf. XIII, entnommen. Der erste der abgebildeten Schnitte (Fig. 8) geht wieder durch das erste Vornierensegment. Aus der Stellung der Kerne in der lateralen Urwirbellamelle darf man, wie ich glaube, schließen, dass die Gegend, durch welche der Schnitt führt, dem ersten Vornierenostium (O^1) entspricht; indessen ist ein eigentliches Ostium oder auch nur eine trichterförmige Grube im Vornierenwulste nicht zu sehen. Vom Vornierenwulst läuft eine Arterie unter der visceralen Seitenplatte nach außen und unten. Ihr Ursprung aus der Aorta ist, da der Schnitt ungefähr durch die Mitte des ersten Vornierensegmentes geht, auf dem Schnitte nicht getroffen. Der Vornierengang stellt eine kleine platte, nur aus wenigen Zellen bestehende Zellmasse dar. Der Schnitt der nächsten Figur (Fig. 9) ist durch die Mitte des

zweiten Vornierensegmentes gelegt und zeigt eine kleine, trichterförmige Einsenkung an der Basis des Vornierenwulstes als Andeutung des zweiten Ostiums (O^{II}). Der Vornierenwulst ist hier sehr viel mächtiger als im vorigen Segment und lässt eine innige Verschmelzung mit dem Vornierengang erkennen. Im Wulst sind zwei Lichtungen zu sehen, von denen die eine eine Andeutung einer Theilung zeigt. Wie auf dem früheren Bilde sieht man wieder eine Vornierenarterie. Der nächste Schnitt (Fig. 10) geht durch die Mitte des dritten Vornierensegmentes; wenngleich an diesem kein Ostium zu sehen ist, so lässt doch wieder die Stellung der Kerne erkennen, dass diese Gegend der Stelle des Ostiums entspricht. Vornierenwulst und Vornierengang sind zu einer einheitlichen Masse verschmolzen, in der man ein biskuitförmiges Lumen bemerkt. Der Schnitt trifft gerade die vordere Peripherie des Ursprunges der dritten Vornierenarterie und es erscheint daher der Querschnitt der Aorta nach rechts unten in die Länge gezogen. Die nächste Figur (Fig. 11) zeigt den fünften Schnitt hinter dem der Fig. 10 (Schnittdicke 0,01 mm); Vornierenwulst und Vornierengang sind nicht nur von einander getrennt, sondern jener ist auch von der lateralen Mesodermlamelle losgelöst. Aber schon der nächste Schnitt der Serie zeigt Vornierenwulst und Vornierengang wieder mit einander in Verbindung und am zweitnächsten (Fig. 12) ist diese Verbindung eine so innige geworden, dass nur an den Einkerbungen an der medialen und lateralen Seite zu erkennen ist, was jedem der beiden Gebilde zugehört. Schon der darauffolgende Schnitt zeigt wieder den Beginn einer Trennung und zugleich auch wieder eine Verbindung zwischen Vornierenwulst und lateraler Mesodermlamelle. Der nun folgende Schnitt (Fig. 13) zeigt einerseits die Trennung des Vornierenganges vollzogen, andererseits trifft er gerade die Mitte des vierten Vornierensegmentes. Hier kann man vielleicht geradezu von einem Vornierenkanälchen sprechen, obschon ein eigentliches Lumen nicht zu erkennen ist. Auffallend ist die Dickenzunahme des Vornierenganges in der Richtung von vorn nach hinten, welche in der Höhe des Schnittes der Fig. 13 so beträchtlich ist, dass der Querschnitt des Vornierenganges den des Vornierenkanälchens nicht unerheblich übertrifft. Auf den folgenden Schnitten schwindet allmählich das Vornierenkanälchen, so dass bald nur der Vornierengang allein übrig bleibt. Dieser (Fig. 14) stellt auf dem Querschnitt eine plankonvexe Masse dar, deren ebene Fläche nach außen, deren konvexe nach innen gekehrt ist. Dort, wo die beiden Flächen an einander stoßen, ist die Zellmasse in kleine Zipfel

ausgezogen, welche sich an das Ektoderm anlegen. Der Querschnitt des Ganges nimmt rasch an Größe ab und der Gang selbst hört etwas hinter der Mitte des elften Gesammtsegmentes auf. Sein hinterstes Ende legt sich dicht an das Ektoderm an und scheint in dasselbe überzugehen. Diese Verbindung mit dem Ektoderm ist jedoch nur auf einem, höchstens auf zwei Schnitten zu sehen; der Schnitt der Fig. 15 ist der vorletzte, der den Gang der rechten Seite zeigt. Von diesem hinteren Ende des Ganges soll später noch die Rede sein.

Die scheinbare Komplikation der Bilder der beschriebenen Serie rührt daher, dass, wie gleich noch näher gezeigt werden soll, das erste Vornierensegment oder wie ich der leichteren Verständigung wegen sagen will, das erste Vornierenkanälchen schief nach hinten und außen, das zweite und dritte direkt nach außen und das letzte schief nach vorn und außen gerichtet sind. Das auf dem Schnitt der Fig. 13 sichtbare Vornierenkanälchen tritt also auf dem Schnitt der Fig. 12 mit dem Vornierengang in Verbindung.

Wesentlich die gleichen Verhältnisse, wie die eben beschriebene Serie zeigt auch eine solche durch einen Embryo mit 42 Urwirbeln, nur reicht der Vornierengang schon etwas weiter nach hinten; links endigt er an der Grenze zwischen 12. und 13., rechts an der Grenze zwischen 13. und 14. Gesammtsegment. Auch drei Querschnittserien durch Embryonen von 45—46 Urwirbeln zeigen wesentlich die gleichen Bilder; der Vornierengang ist nur noch etwas länger geworden. So reicht er bei einem der Embryonen links bis zur Grenze zwischen 13. und 14., rechts bis zur Grenze zwischen 14. und 15. Segment. Auch die zweite Serie zeigt, dass der rechte Gang um ein Segment weiter nach hinten reicht, als der linke. Bei der dritten aber sind beide Gänge von gleicher Länge. Dieser dritten Serie ist der Schnitt entnommen, der in Fig. 16 abgebildet ist. Derselbe trifft das vierte Vornierensegment und zeigt die Verbindung desselben mit dem Gang. Offenbar wendet sich dieses Vornierensegment bei diesem Embryo direkt oder nahezu direkt nach außen. —

Wir wollen uns nun zur Betrachtung der Bilder wenden, welche man von der Vorniere auf Horizontalschnitten bekommt. Dabei muss ich bemerken, dass ich die Horizontalschnittserien nicht mit Rücksicht auf die Vorniere, sondern mit Rücksicht auf den Kopf angefertigt habe; da nun die Embryonen fast regelmäßig, wenn sie absterben, den Kopf mehr oder weniger zur Seite neigen, so muss auf solchen Serien, welche den Kopf genau horizontal treffen, die Vorniere mehr

oder weniger schief geschnitten sein. Dies ist auch bei allen Horizontalschnittserien, die mir zu Gebote stehen, der Fall; durch diesen Übelstand — wenn überhaupt von einem solchen die Rede sein kann — hören natürlich die Bilder nicht auf, instruktiv zu sein.

Von der Fig. 17 Taf. XIII war schon die Rede. Fig. 18 zeigt uns das Bild eines Horizontalschnittes durch die rechte Vorniere eines Embryo mit 41—42 Urwirbeln. Der Schnitt zeigt zunächst, dass die Vorniere nicht aus drei (VAN WIJHE), sondern aus vier Segmenten besteht (1—4 in der Fig.). Dem Vornierenwulst liegt lateralwärts ein Zellstreifen (*vg*) auf, der, wie die Querschnittserien gezeigt haben, nichts Anderes als die Anlage des proximalen Theiles des Vornierenganges oder des Sammelrohres der Vorniere im Sinne RÜCKERT's sein kann. Dieser Zellstreif steht an mehreren Stellen mit dem Vornierenwulst in Verbindung. Wie wir gesehen haben, stellt er auf Querschnitten eine sichelförmige Masse dar, die dem Vornierenwulst dorsolateral aufgelagert ist. Nach hinten läuft er in eine feine Spitze aus, die sich ans Ektoderm anlegt. Wenn dieses an dem abgebildeten Schnitte an dieser Stelle dicker erscheint, so kommt dies lediglich daher, dass es hier nicht senkrecht, sondern schief angeschnitten ist; ein genetischer Zusammenhang zwischen Vornierengang und Ektoderm besteht nicht. An einer Horizontalschnittserie durch einen Embryo mit 42 Urwirbeln ist die Anlagerung des Hinterendes des Vornierenganges an das Ektoderm noch sehr viel auffallender, als in dem abgebildeten Fall und solche Bilder können bei nicht sehr aufmerksamer und umsichtiger Untersuchung in der That leicht die Vorstellung erwecken, dass sich der Vornierengang wenigstens an seinem Hinterende, aus dem Ektoderm entwickle. Aber gerade in dieser Serie ist der ungemein charakteristische Unterschied in der Form der Zellkerne des Vornierenganges und des Ektoderms, von dem später noch ausführlich die Rede sein soll, ungemein scharf und deutlich ausgeprägt.

Wichtig sind auch noch die Gefäßverhältnisse der Vorniere in diesem Stadium. Wir sehen an dem abgebildeten Schnitte vier Gefäßquerschnitte, von denen der zweite der größte, der vierte der kleinste ist (vgl. Textfig. 1). Geht man von dem abgebildeten Schnitte in der Serie dorsalwärts, so überzeugt man sich, dass alle diese Gefäße Äste der Aorta sind; geht man ventralwärts, so findet man, dass sich zunächst die beiden ersten Gefäße zu einem kurzen, aber mächtigen Stamm vereinigen, der dann noch durch eine enge Anastomose mit der dritten Arterie in Verbindung tritt. Der Stamm scheint sich

dann alsbald in kleine Äste aufzulösen und das Gleiche scheint auch mit der dritten und vierten Arterie zu geschehen. Linkerseits konnte ich nur drei solcher Vornierenarterien sehen, über deren weiteres Schicksal ich aber nicht ins Klare gekommen bin.

An dem anderen, schon erwähnten Embryo mit 42 Urwirbeln konnte ich rechterseits vier Gefäße erkennen (vgl. Textfig. 2), von denen aber das erste und vierte ungemein schwach waren und in ihrem weiteren Verhalten nicht verfolgt werden konnten. Das zweite und dritte Gefäß vereinigten sich nach kurzem Verlauf zu einem mächtigen Stamm, der eine Strecke weit über die rechte Seite des Darmes gegen den Dotter zog, um sich dann zu theilen. Links waren nur drei kleine Ausbuchtungen der Aorta sichtbar, die dem zweiten bis vierten Gefäß der rechten Seite entsprachen. Ein dritter Embryo mit 42 Urwirbeln zeigte fast genau dasselbe, wie dieser Embryo.

Die Fig. 19 und 20 Taf. XIII zeigen uns Bilder von Schnitten durch die rechte Vorniere eines Embryo mit 46 Urwirbeln; auch hier kann man nicht im Zweifel sein, dass vier Segmente an der Bildung der Vorniere betheiligt sind. An dieser Serie sind Vornierenwulst und Vornierengang nur an einer Stelle scharf aus einander zu halten; dies kommt, wie Querschnittserien zeigen, daher, dass der Vornierengang jetzt fast rein dorsal dem Vornierenwulst aufgelagert ist. Jedenfalls wird man die Zellmasse *vg* dem Vornierengang zurechnen müssen. Von Vornierenarterien kann ich an diesem Embryo rechterseits nur drei sehen, die von vorn nach hinten an Größe abnehmen (vgl. Textfig. 3). Da die dritte Arterie (art_3) zwischen drittem und viertem Vornierensegment gelegen ist, so fehlt also hier, wie ein Vergleich mit Fig. 18 lehrt, die vierte Arterie. Diese drei Gefäße vereinigen sich alsbald zu einem gemeinsamen, sehr weiten Stamm, in welchem schon am zweitnächsten Schnitt (Fig. 20) ein Septum auftritt, das aber alsbald wieder verschwindet. Der nunmehr einfache Stamm der Dotterarterie zieht, wie früher, über die rechte Seite des Darmes abwärts, um sich dann zu theilen. Linkerseits sind drei kurze Gefäße zu sehen, die den drei Gefäßen der rechten Seite entsprechen und von denen das zweite das größte ist, obwohl es auch nicht viel mehr als ein Divertikel der Aorta darstellt. — Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt eine zweite Serie durch einen Embryo von 46 Urwirbeln, nur dass die zweite Arterie der rechten Seite sehr viel mächtiger ist, als die anderen (vgl. Textfig. 4). — Bei einem Embryo von 49 Urwirbeln waren rechterseits vier Arterien vorhanden, von denen sich die drei ersten zur Dotterarterie verbanden; die dritte Arterie war die stärkste (vgl. Textfig. 5).

Trotz der nicht unerheblichen Variabilität der in beistehendem Schema zur Darstellung gebrachten Gefäßverhältnisse lässt sich das Gemeinsame des Verhaltens doch leicht herausfinden. An der Bildung der Dotterarterie (*av*) betheiligt sich stets die zweite, gewöhnlich auch die erste und dritte, nie dagegen die vierte Vornierenarterie. Dieses Verhalten dürfte bis zu einem gewissen Grade mit der Ausbildung der einzelnen Abschnitte der Vorniere im Zusammenhang stehen. Das vierte Vornierensegment ist stets das kleinste und daher auch die vierte Vornierenarterie die schwächste; ja sie kann

Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

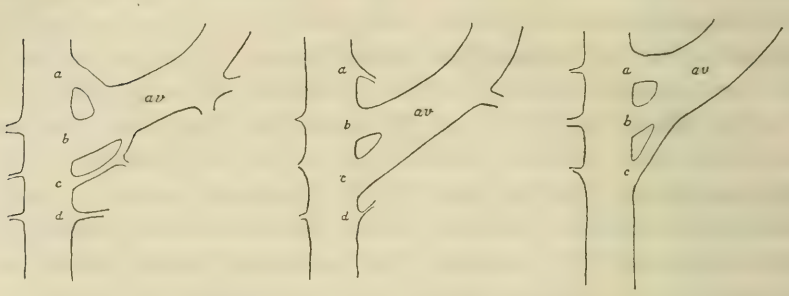
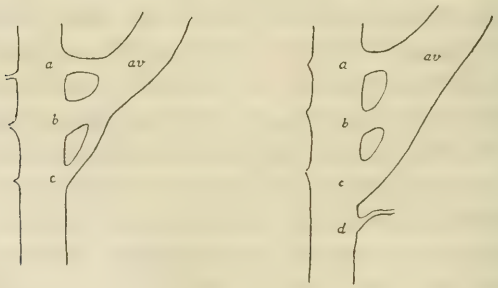


Fig. 4. Fig. 5.



ganz fehlen. Die vorderen Vornierensegmente sind stärker und dem entspricht auch die bedeutende Stärke der betreffenden Arterien. Wir werden diese Arterien in späteren Stadien noch weiter zu verfolgen haben.

Bekanntlich hat Paul Mayer die Vornierenarterien der Selachier entdeckt, ohne aber ihre Beziehungen zur Vorniere zu erkennen. Der Fall, den er auf Taf. XI Fig. 1 seiner Arbeit[1] abbildet, entspricht

[1] Paul Mayer, Über die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei Selachiern. Mittheil. der Zool. Station zu Neapel. Bd. VII.

sehr genau dem der Fig. 4 meines Schemas. Eine Verbindung der Arteria vitellina (A. umbilicalis bei P. Mayer) mit der rechten Vena omphalomesenterica, auf welche P. Mayer großen Nachdruck legt, habe ich nie finden können (vgl. meine »Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Selachier«[1]). Ich möchte dies betonen, weil P. Mayer's Angabe auch in das Lehrbuch Wiedersheim's Eingang gefunden hat. — Rückert hat die Bedeutung der Vornierenarterien richtig erkannt und sie bei Torpedo genau untersucht. Er findet, dass die Vornierenarterien »in der Anzahl von sechs vorhanden und streng intermetamer angeordnet« sind (l. c. p. 240), so dass hinter jedes Vornierendivertikel ein Gefäß zu liegen kommt. Auch bei Torpedo sind die mittleren Gefäße die stärksten, ein Verhalten, das Rückert ganz richtig mit der stärkeren Ausbildung der mittleren Vornierensegmente in Zusammenhang bringt. Mit Ausnahme des dritten Gefäßes, das zur Nabelarterie werden soll, sollen die Vornierengefäße einer Rückbildung anheimfallen und schließlich ganz verschwinden. Rückert scheint solche Gefäße nur auf der rechten Seite gesehen zu haben, die kleinen Gefäße der linken Seite scheinen ihm entgangen zu sein. — Van Wijhe hat bei Pristiurus die drei schon von P. Mayer erwähnten Gefäße wiedergefunden und er bestätigt Rückert's Angabe in Betreff der Beziehungen dieser Gefäße zur Vorniere. Hinsichtlich ihres weiteren Schicksales sagt er: »Sie abortiren bekanntlich bald mit Ausnahme desjenigen Gefäßes, das zwischen dem Segmente mit dem ersten und demjenigen mit dem zweiten Pronephrotom verläuft und welches zur Dotterarterie wird.« Van Wijhe bestätigt ferner auch P. Mayer's Angabe hinsichtlich der Existenz kleiner Zweige der Aorta auf der linken Seite. Laguesse scheint den Vornierenarterien keine Beachtung geschenkt zu haben; wenigstens erwähnt er sie mit keinem Wort. Die nicht unerhebliche Variabilität dieser Gefäße ist allen bisherigen Untersuchern entgangen. Die folgende Darstellung wird auch zeigen, dass die Angaben über die Um- und Rückbildung derselben nur in sehr bescheidenem Maße den Thatsachen entsprechen.

II. Rück- und Umbildung der Vorniere.

Die Vorniere hat bei Embryonen mit 40—45 Urwirbeln den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreicht. Sie fällt nunmehr einer eigen-

[1] Festschrift zum 70. Geburtstage Rudolf Leuckart's. 1892. Leipzig, Engelmann.

thümlichen Rück- und Umbildung anheim. Wie rasch sie dabei an Umfang verliert, kann am besten aus einem Vergleich der Fig. 12 Taf. XIV mit den Fig. 18 und 19 Taf. XIII entnommen werden. Fig. 12 Taf. XIV zeigt uns die rechte Vorniere eines Embryo mit 50 Urwirbeln, Fig. 19 Taf. XIII dieselbe eines Embryo mit 46 Urwirbeln. Wenn auch auf dem ersten Schnitt nur drei Vornierensegmente (das zweite bis vierte) getroffen sind und das erste nicht in den Schnitt fällt, so thut dies nichts zur Sache, da dadurch die Vorniere nur um ein Geringes kürzer, nicht aber dünner erscheint; übrigens ist das erste Vornierensegment dieses Embryo auf beiden Seiten so klein, dass man Mühe hat, es überhaupt aufzufinden.

Die Rück- und Umbildung der Vorniere wurde von allen bisherigen Untersuchern in so fern richtig erkannt, als sie fanden, dass sich die Vorniere zum proximalen Ende der Tube entwickelt. Dies hat auch Balfour schon gewusst, obgleich er die Vorniere als solche nicht erkannt, sondern dieselbe für das knopfförmige, mit den Urwirbeln in Verbindung tretende Ende des Wolff'schen Ganges gehalten hat.

Eine genaue Untersuchung der Um- und Rückbildung der Vorniere ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft und ich habe, um diese zu überwinden, mehrere Wege eingeschlagen. Erstens habe ich sehr viele Querschnittsbilder gezeichnet und die Zeichnungen mit einander verglichen; in einem Falle habe ich sogar eine ganze Serie gezeichnet; zweitens habe ich in achtzehn Fällen Rekonstruktionen auf Millimeterpapier entworfen und endlich drittens habe ich von sieben Vornieren Plattenmodelle angefertigt; letzteres allerdings nur von der Vorniere der linken Seite, die wegen des fast gänzlichen Mangels von Gefäßen die einfacheren Verhältnisse bietet.

Ich will die allmählichen Veränderungen der Vorniere in der Weise schildern, dass ich ihr Verhalten bei einer Reihe von Embryonen kurz beschreibe und die Beschreibung durch halbschematische Flächenrekonstruktionen und in besonders wichtigen Fällen durch die Beschreibung von Plattenmodellen und Querschnitten erläutere.

Ein Embryo mit 50—51 Urwirbeln zeigt folgendes Verhalten (vgl. Textfig. 6): Rechterseits ist das erste Vornierensegment ungemein klein, dem Anscheine nach im Begriff zu atrophiren; das zweite bis vierte Vornierensegment sind, wenn sie auch gegen früher an Umfang verloren haben, doch gut entwickelt. Auch lassen sie schon ein deutliches Lumen erkennen, so dass sie sich zu hohlen Kanälchen umzubilden beginnen. Linkerseits ist die Vorniere, abgesehen von

den durch die abweichenden Gefäßverhältnisse bedingten Verschiedenheiten, wesentlich eben so gebaut, wie rechts. — Der Vornierengang erstreckt sich auf der rechten Seite acht Segmente weit über die Vorniere hinaus; auf der linken reicht er um eine Spur weiter nach hinten als rechts. — Von Vornierenarterien sind rechts vier, links drei vorhanden; die der rechten Seite nehmen von vorn nach hinten an Stärke ab. Die erste, bei Weitem stärkste, entspringt in dem

Fig. 6.

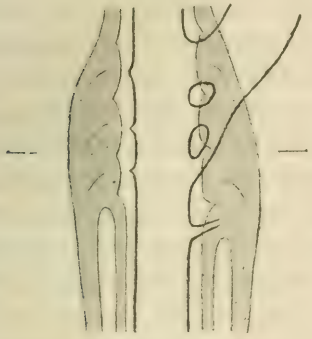


Fig. 7.

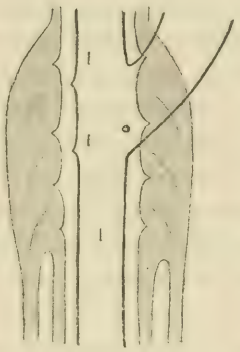


Fig. 8.

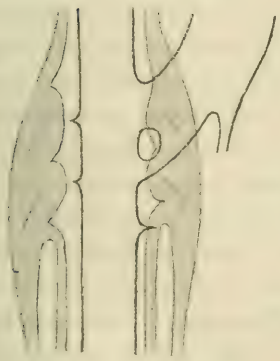
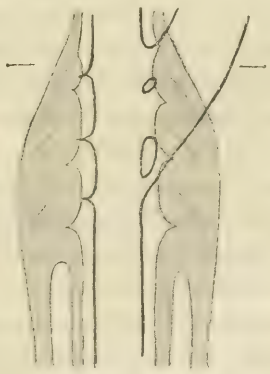


Fig. 9.



Zwischenraum zwischen dem rudimentären ersten Vornierentrichter und dem gut entwickelten zweiten; die zweite, erheblich schwächere Arterie entspringt zwischen zweitem und drittem, die dritte zwischen drittem und viertem Vornierentrichter. Diese drei Arterien setzen sich in der in Fig. 6 angegebenen Weise zur Dotterarterie zusammen. Diese zieht an der rechten Darmwand zwischen Entoderm und vis-

ceraler Seitenplatte nach vorn und unten. Hinter dem vierten Vornierentrichter entspringt noch eine vierte Vornierenarterie, die aber nicht in die Art. vitellina eintritt und nach kurzem Verlauf verschwindet. Die drei Vornierenarterien der linken Seite sind ungemein kurz und kaum mehr als Wandsprossen der Aorta. Sie entsprechen den drei ersten Vornierenarterien der rechten Seite.

Einen Schnitt aus dieser Serie habe ich auf Taf. XIV Fig. 1 abgebildet. Derselbe geht durch die Mitte des dritten Vornierensegmentes (die Richtung des Schnittes ist in der Fig. 6 durch zwei seitliche Striche angezeigt). Man sieht an demselben das deutlich trichterförmig gestaltete dritte Vornierenostium (O^{III}), das von diesem ausgehende, horizontal nach außen laufende Vornierenkanälchen und dessen Verbindung mit dem Vornierengang (*vg*). Wie schon aus dem früher Gesagten bis zu einem gewissen Grade geschlossen werden konnte, nimmt also der Vornierengang die Vornierenkanälchen an seiner ventralen Fläche auf. Die auf der rechten Seite des Embryo (in der Figur links) sichtbare Arterie (art_3) ist die dritte Vornierenarterie; ihre Abgangsstelle von der Aorta ist erst zwei Schnitte weiter hinten zu sehen.

Die Vornierentrichter liegen jetzt ziemlich genau an der Grenze zwischen Urwirbeln und Seitenplatten. Die Urwirbelkommunikationen wie ich die Verbindungen der Urwirbel mit den Seitenplatten nennen will, ziehen in diesem Stadium noch in schiefer Richtung von außen und oben nach innen und unten (*uwc*); sie sind selbstverständlich noch zu den Urwirbeln zu rechnen. Ich mache auf diese Richtung der Urwirbelkommunikationen desshalb aufmerksam, weil sich dieselbe, wie wir sehen werden, in späteren Stadien wesentlich ändert.

Ein Embryo mit 52 Urwirbeln zeigt in Beziehung auf seine Vorniere folgendes Verhalten (vgl. Textfig. 7): das erste, ziemlich kleine Vornierenostium liegt hinter der Mitte des 7. Segmentes, das gut entwickelte zweite und dritte Ostium entsprechen ihrer Lage nach genau der Mitte des achten und neunten Segmentes und das vierte, nur sehr undeutliche Ostium ist ganz an die vordere Grenze des zehnten Segmentes geschoben. Auf beiden Seiten zeigt die Vorniere, wieder mit der früher erwähnten Einschränkung, wesentlich den gleichen Bau. — Rechts sind zwei Vornierenarterien vorhanden, von denen die erste mehr als doppelt so weit ist, als die zweite. Sie sind an ihrem Ursprung nur durch ein sehr dünnes Septum von einander getrennt, und vereinigen sich sofort zu der nach vorn und unten ziehenden Dotterarterie. Es kann keinem Zweifel unterliegen,

dass ihre beiden Wurzeln der ersten und zweiten Vornierenarterie früherer Stadien entsprechen; es geht dies aus ihrer Lage zu den Ostien der Vorniere deutlich hervor. Weitere Arterien fehlen rechterseits. Auf der linken Seite ist zunächst ein kleines Gefäß hinter dem ersten Vornierenostium, zwischen diesem und dem zweiten, zu sehen, dann vielleicht noch ein zweites, das aber nicht mehr als eine unbedeutende Ausbuchtung der Aortenwand darstellt.

Ein etwas ungewöhnliches Verhalten zeigt ein Embryo mit 53—54 Urwirbeln (Textfig. 8). Hier besteht die Vorniere beiderseits nur aus drei Segmenten. Das erste, ziemlich langgezogene, aber nicht sehr tiefe Ostium liegt in der Mitte des siebenten Segmentes; das zweite und dritte Ostium, die sich durch größere Tiefe auszeichnen, liegen in der Mitte des achten und neunten Segmentes; von einem vierten Ostium ist keine Spur zu sehen. — Die beiden Vornierengänge reichen bis an das Hinterende des Dotterstieles, der rechte etwas weiter als der linke. — Die Art. vitellina entspringt mit zwei Wurzeln, einer starken vorderen und einer schwächeren hinteren. Diese beiden Wurzeln entsprechen der ersten und zweiten Vornierenarterie. Hinter dem dritten rechten Ostium giebt die Aorta noch einen dritten, allerdings nur sehr schwachen Ast ab, der aber nichts mit der Dotterarterie zu thun hat. Linkerseits sind zwei kleine Arterien vorhanden, welche nach ihrer Lage zu den Ostien den beiden ersten Vornierenarterien der rechten Seite entsprechen.

Bei einem Embryo von 55 Urwirbeln treffen wir wieder die typischen vier Segmente (Textfig. 9). Das erste, schlitzförmige Ostium beginnt jederseits in der Mitte des siebenten Urwirbels, erreicht aber erst an der hinteren Grenze desselben seine größte Tiefe, das zweite und dritte Ostium liegen wieder ziemlich genau in der Mitte des achten bezw. neunten Urwirbels, und das vierte ist so weit nach vorn geschoben, dass es schon an der Grenze zwischen neuntem und zehntem Urwirbel beginnt, aber erst in der vorderen Hälfte des zehnten Urwirbels seine größte Tiefe erreicht. Die Vorniere hört ziemlich genau in der Mitte dieses Urwirbels auf. Der Vornierengang reicht auf beiden Seiten weit über den Dotterstiel nach hinten; beide sind von gleicher Länge. Die Dotterarterie entspringt mit drei Wurzeln; die dritte ist die schwächste, die zweite die stärkste. Erste und zweite sind nur wenig von einander getrennt; in größerem Abstande von einander entspringen zweite und dritte. Links sind sicher zwei, vielleicht drei, ganz minimale Arterien vorhanden; die

zwei sicheren entsprechen der zweiten und dritten Arterie der rechten Seite.

Aus dieser Serie habe ich wieder einen Schnitt abgebildet (Fig. 2 Taf. XIV). Derselbe ist ziemlich genau durch die Grenze zwischen siebentem und achtem Segment gelegt; man sieht daher nur den Vornierenwulst (*vw*), während von dem ersten Vornierenostium rechterseits (auf der Figur links) überhaupt nichts, linkerseits nur der letzte, hinterste Rest zu sehen ist. Dagegen trifft der Schnitt die Wurzel der ersten Vornierenarterie, die, wie aus der Textfigur zu entnehmen ist, nach vorn unten in die Art. vitellina übergeht. Gerade so wie die anderen Vornierenarterien, in so weit dieselben Wurzeln der Dotterarterie sind, zieht auch das auf dem Schnitte sichtbare Gefäß schief durch den dorsalen Theil der Leibeshöhle und wird dabei allseitig von der Splanchnopleura überzogen. So kommt es, dass man auf dem Schnitt, bei *ld*, zwischen der Wurzel der Dotterarterie und der seitlichen Abdachung der dorsalen Darmwand ein kleines Divertikel der Leibeshöhle zu sehen bekommt. Das Gefäß, welches der linken Seite des Darmes aufliegt (*v.om*), ist die Vena omphalo-mesenterica sinistra. —

Die Aushöhlung der Vorniere schreitet in dem gleichen Maße vorwärts, als das ganze Organ an Umfang verliert. Bei einem Embryo mit 62 Urwirbeln ist die Vorniere so gut wie in der ganzen Ausdehnung hohl und ich habe daher von nun an auch in den Rekonstruktionsbildern darauf Rücksicht genommen. Bei diesem Embryo zeigt die Vorniere (vgl. Textfig. 10) beiderseits nahezu das gleiche Verhalten, nur reicht sie auf der linken Seite um ein halbes Segment weiter nach vorn als rechts. Es sind jederseits drei Ostien vorhanden, von denen das erste das größte, das dritte das kleinste ist. Das erste beginnt linkerseits gerade hinter der Mitte des siebenten Segmentes und reicht bis zur Grenze zwischen achtem und neuntem Segment; das zweite beginnt etwas vor der Mitte des neunten und reicht bis zur Grenze zwischen neuntem und zehntem Segment, das dritte ist nur wenig vom zweiten entfernt und liegt ziemlich weit vor der Mitte des zehnten Segmentes. Rechts beginnt das erste an der Grenze zwischen siebentem und achtem Segment und reicht über die Grenze zwischen achtem und neuntem Segment hinaus. Das zweite Ostium ist etwas kleiner als das der linken Seite, bietet aber im Übrigen, gerade so wie das dritte, keine merklichen Unterschiede gegenüber den Ostien dieser Seite. Aus der auffallenden Länge des ersten Ostiums und namentlich aus dem Umstande, dass es auf

der linken Seite schon hinter der Mitte des siebenten Segmentes beginnt, geht wohl mit Sicherheit hervor, dass es aus der Verschmelzung zweier Ostien, nämlich des primären ersten und zweiten, entstanden ist. Das zweite und dritte Ostium entsprechen also dem dritten und vierten der früheren Stadien. — Die Dotterarterie entspringt mit einer sehr starken vorderen und einer sehr schwachen hinteren Wurzel. Die vordere dürfte wohl aus der Verschmelzung

Fig. 10.

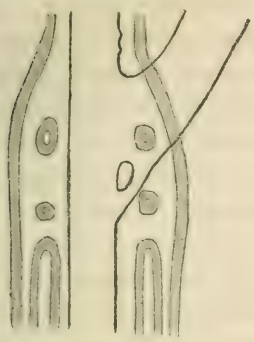


Fig. 11.

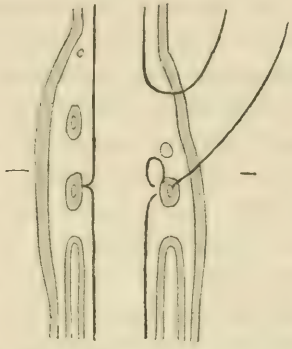


Fig. 12.

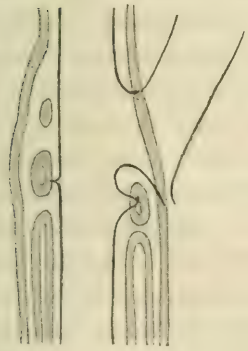
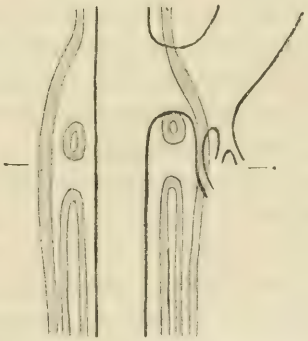


Fig. 13.



der beiden ersten primären Vornierenarterien entstanden sein und somit die hintere der dritten primären Arterie entsprechen. Links habe ich keine Gefäße finden können.

Von der linken Vorniere dieses Embryo habe ich ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 1 *A*—*C* in drei verschiedenen Ansichten abgebildet. Fig. 1 *A* zeigt das Modell von der lateralen Seite; man sieht da zunächst fünf Urwirbel (den

siebenten bis elften) und bemerkt, dass ihre vorderen und hinteren Begrenzungsränder einen bogenförmigen Verlauf haben; es ist dies die erste Andeutung jener scharfen winkeligen Abknickung, die uns in späteren Stadien bekanntlich in so auffallender Weise entgegentritt. Selbstverständlich entspricht derjenige Theil der Urwirbel, den man von der lateralen Seite her sieht, dem Myotom oder der Hautmuskelplatte. Ventralwärts von den Myotomen sieht man die Urwirbelkommunikationen (*uwc*), durch welche die Verbindung der Urwirbel mit der dorsalen Wand der Leibeshöhle hergestellt wird. Sie werden in seitlicher Ansicht zum Theil von der Vorniere und dem Vornierengang verdeckt. Die Vorniere (*vn*) beginnt in der Mitte des siebenten Segmentes und reicht bis zu der mit × bezeichneten Stelle; hier geht sie ohne scharfe Grenze in den Vornierengang (*vng*) über. Sie hat also eine Länge von ungefähr drei Urwirbeln. Die kleine Bucht, die in der lateralen Ansicht der Vorniere zu sehen ist, entspricht ihrer Lage nach dem Zwischenraum zwischen erstem und zweitem Vornierenostium. — Das zweite Bild (Fig. 1 *B*) zeigt uns das Modell von der medialen Seite; es ist jedoch hier nur die ventrale Hälfte der Myotome (*uw*) gezeichnet. In dieser Ansicht, die uns noch bei der Betrachtung der Entwicklung der Urnierenkanälchen eingehend beschäftigen wird, sieht man die Urwirbelkommunikationen in ihrer ganzen Ausdehnung und zwischen ihnen hindurch (bei *vn* und *vng*) die Vorniere und den Vornierengang. — Das dritte Bild (Fig. 1 *C*) zeigt uns das Modell von der ventralen Seite. Wir sehen also hier ein Stück der dorsalen Wand der Leibeshöhle. An dieser bemerken wir eine laterale und eine mediale Reihe von Öffnungen; die laterale Reihe ist die Reihe der Vornierenostien (O^{I}—O^{III}), die mediale die Reihe der Einmündungsstellen der Urwirbelkommunikationen (*uc*). Die letzteren werden uns später noch beschäftigen; was die Vornierenostien betrifft, so bemerkt man zwischen ihnen quere Wülste, welche die parietale Seitenplatte (*ps*) mit der visceralen (*vs*) verbinden. Das erste Ostium ist weitaus das längste; es beginnt ungefähr in derselben Querschnittsebene, in welcher der Hinterrand der ersten Urwirbelkommunikation liegt und reicht bis in die Höhe des Hinterrandes der zweiten Urwirbelkommunikation. Die Vornierenostien münden sämmtlich nicht mehr in die ventralen Theile der Urwirbelhöhlen, sondern in die Leibeshöhle; es hängt dies mit der in der ersten Fortsetzung meiner Theorie des Mesoderms besprochenen Verschiebung der ventralen Urwirbelgrenzen aufs innigste zusammen.

Ein Embryo mit 63 Urwirbeln zeigt ein verschiedenes Verhalten der beiden Vornieren (s. Textfig. 11). Er stimmt zwar mit dem vorigen darin überein, dass die rechte Vorniere weniger weit nach vorn reicht als die linke, zeigt aber in Beziehung auf die Ostien interessante Besonderheiten. Rechts sind drei Ostien vorhanden; das erste, schlitzförmige, beginnt an der Grenze zwischen siebentem und achtem Segment und reicht über die vordere Grenze des neunten Segmentes hinaus; das zweite liegt dicht hinter ihm und reicht kaum über die Mitte des neunten Segmentes; das dritte folgt dem zweiten in etwas größerer Entfernung, ist weiter als dieses, findet aber auch schon vor der Mitte des zehnten Segmentes sein Ende. Links sind vier Ostien vorhanden; das erste, an der hinteren Grenze des siebenten Segmentes liegende, ist ungemein kurz; dicht hinter ihm beginnt das zweite, das aber nur wenig über die Mitte des achten Segmentes reicht; das dritte nimmt die vordere Hälfte des neunten und das vierte das vordere Drittel des zehnten Segmentes ein. Ob die Dotterarterie mit einer oder zwei Wurzeln entspringt, konnte ich nicht mit Sicherheit herausbringen; jedenfalls geht hinter der starken vorderen Wurzel noch ein kleines Gefäß von der Aorta ab, das sich aber vielleicht nicht mit dem Stamm der Dotterarterie verbindet. Aus dieser Serie habe ich auf Taf. XIV Fig. 3 einen Schnitt abgebildet; seine Lage ist in der Textfig. 11 wieder durch zwei seitliche Striche angegeben. Der Schnitt trifft das zweite rechte Ostium in seiner größten Weite (O^{II}), während die Vorniere der linken Seite gerade an der Stelle getroffen ist, an der sich das dritte Ostium zu schließen beginnt. Außerdem trifft der Schnitt die Pankreasanlage (*pc*). Medial vom Ostium O^{II} mündet die Urwirbelkommunikation (*uwc*) in die Leibeshöhle; diese ist auch linkerseits getroffen. Sie wird uns später noch beschäftigen.

Ich lasse nun die Beschreibung der Vorniere eines Embryo folgen, dessen Urwirbel ich nicht gezählt habe; es war bei ihm die sechste Kiemenfurche in Bildung begriffen, wie dies auch an einem Embryo mit 66—68 Urwirbeln der Fall war. Ich möchte ihn aber doch nach seiner gesammten Organisation für etwas jünger halten und schätze daher seine Urwirbelzahl auf 65; wenn ich vielleicht hierin einen Fehler begehe, so kann derselbe doch nicht groß sein. Wie die beiden früheren Embryonen, zeigt auch dieser die linke Vorniere etwas stärker entwickelt als die rechte (s. Textfig. 12), und da man das Gleiche auch an vielen älteren Embryonen beobachten kann, gewinnt man den Eindruck, dass man es hier mit einer ganz

normalen Erscheinung zu thun hat. Allem Anscheine nach hindert die Wurzel der Dotterarterie den vorderen Theil der rechten Vorniere in der Entwicklung. Bei unserem Embryo sind rechts zwei, links drei Ostien vorhanden. Das erste Ostium der rechten Seite ist so langgestreckt, dass man wohl schließen darf, es sei aus zweien verschmolzen. Um so kürzer und kleiner ist das zweite Ostium dieser Seite. Von den Ostien der linken Seite ist das erste das größte, das letzte das kleinste. Obwohl hier die Vorniere besser entwickelt ist als rechts, beträgt doch der Abstand des vorderen Endes des ersten Ostiums vom Hinterende des dritten nicht ganz zwei Urwirbellängen. Die Ostien sind also stark zusammengeschoben. — Die Dotterarterie entspringt mit einer einfachen Wurzel; hinter derselben sieht man ein Divertikel der Aorta, das vielleicht von einer hinteren (der zweiten oder dritten) Vornierenarterie zurückgeblieben ist. — Die Pankreasanlage beginnt bei diesem Embryo unmittelbar vor den beiden Vornieren und reicht ziemlich weit über dieselben nach hinten hinaus.

Bei einem Embryo mit 66—68 Urwirbeln ist die Vorniere auf beiden Seiten ziemlich gleichmäßig ausgebildet, nur beginnt sie rechts wieder etwas weiter hinten als links (s. Textfig. 13). Es sind jederseits zwei sehr weite, schlitzförmige Ostien vorhanden. — Die Dotterarterie entspringt sehr weit vorn, drängt den Anfang der rechten Vorniere sichtlich zusammen und hat nur eine einzige Wurzel. Auf Taf. XIV Fig. 4 ist ein Schnitt durch das zweite Vornierenostium dieses Embryo gezeichnet. Von anderen, die Vorniere nicht betreffenden Eigenthümlichkeiten dieses Schnittes erwähne ich nur, dass rechts neben der Pankreasanlage (*pc*) der Anfang der Spiralklappe und in dem Bindegewebe derselben (bei *a.m*) der Querschnitt der Arteria mesenterica zu sehen ist. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass diese Arterie ein Ast der Dotterarterie ist; der Stamm der Dotterarterie wäre also jetzt richtiger als Art. omphalo-mesenterica zu bezeichnen. Ich halte das in den Textfig. 11—13 von der Wurzel der Dotterarterie nach hinten ziehende Gefäß für die Mesenterialarterie. — In einiger Entfernung vom Pankreas liegt linkerseits die Vena omphalo-mesenterica (*v.om*).

In mancher Hinsicht eigenartige Verhältnisse bietet ein Embryo von ungefähr 70 Urwirbeln. Die Besonderheiten beziehen sich indess weniger auf die Vorniere selbst, als auf die Gefäße (vgl. Textfig. 14). Die Vorniere ist auf beiden Seiten ziemlich gleichmäßig entwickelt; sie besitzt jederseits zwei Ostien, von denen das erste lang, schlitz-

förmig, das zweite sehr kurz ist. Linkerseits ist aber das erste Ostium durch einen sehr dünnen, nur auf einem einzigen Schnitte sichtbaren Epithelstrang unterbrochen. Die sonstigen kleinen Differenzen zwischen rechts und links sind aus der Rekonstruktion ersichtlich. — Die Dotterarterie entspringt mit einer einfachen Wurzel und wendet sich zunächst fast direkt nach außen und unten, um erst in einiger Entfernung von der Mittelebene im Bogen nach vorn umzubiegen. Eine Strecke weit vor dem Abgang der Dotterarterie,

Fig. 14.

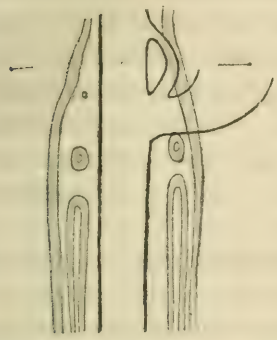


Fig. 15.

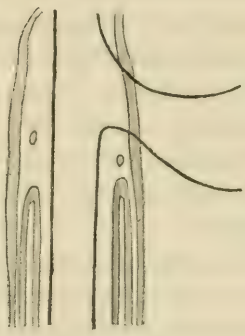


Fig. 16.

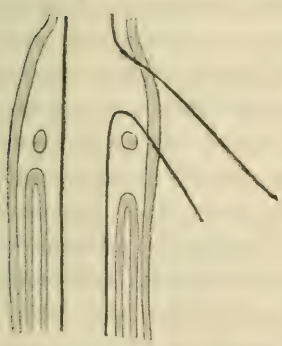
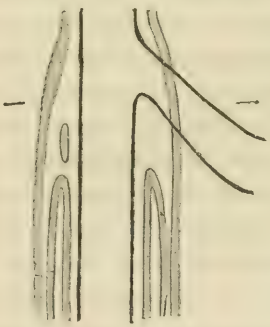


Fig. 17.



in einer Querschnittsebene mit dem vordersten Ende des ersten rechten Vornierenostiums, entspringt aus der Aorta ein kleines Gefäß, das sich nach außen und unten wendet, um, allseitig von kubischem Peritonealepithel bekleidet, durch den dorsalen Theil der Leibeshöhle im Bogen nach außen, unten und hinten zu ziehen und schließlich in den Anfang der Dotterarterie einzumünden. Diese Gefäßschlinge verläuft also zwischen dem ersten Vornierenostium und dem Gekröse. Ich bin mir nicht ganz klar, wie dieselbe zu

deuten ist. Am nächsten dürfte wohl der Gedanke liegen, dass sie von der ersten Vornierenarterie abzuleiten sei, welche ausnahmsweise ihre Selbständigkeit bewahrt haben und als kleines Gefäß zurückgeblieben sein müsste. Dafür würde auch der Umstand sprechen, dass bei diesem Embryo der Ursprung der Dotterarterie so weit nach hinten verlegt ist. Andererseits dürfte auch die Annahme nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen sein, dass die fragliche Gefäßschlinge eine Neubildung sei. Man könnte geltend machen, dass es doch recht schwer zu verstehen wäre, wenn bei allen Embryonen von 50—70 Urwirbeln die erste Vornierenarterie mit in die Bildung der Dotterarterie aufgegangen und nun mit einem Male wieder als selbständiges Gefäß erhalten geblieben sein sollte. Gleichviel, ob man sich für die eine oder andere Annahme entscheidet, immer wird man bedenken müssen, dass die Arterie von der Aorta kommt und in die Dotterarterie mündet, dass sie also einen ganz und gar anderen Verlauf hat, als ihn eine Schlinge eines Vornierenglomerulus haben müsste.

Aber auch abgesehen von dieser Gefäßschlinge, zeigt die rechte Vorniere unseres Embryo noch eine Besonderheit. Distal von der Einmündungsstelle dieses kleinen Gefäßes in die Art. vitellina sieht man von dem Peritonealepithel, welches die Wurzel der Dotterarterie an ihrer rechten Seite überkleidet, einen dünnen Gewebsstrang nach außen gegen das erste Vornierenostium ziehen, um sich zunächst mit der medialen und dann auch mit der lateralen Lippe dieses Ostiums zu verbinden. Es legt sich also dieser Gewebsstrang schief über das erste Vornierenostium hinweg. — Bei der großen Bedeutung, welche der Gefäßschlinge beigemessen wurde (wovon noch bei der Besprechung der Litteratur die Rede sein soll), habe ich auf Taf. XIV Fig. 5 einen Schnitt aus dieser Serie abgebildet, welcher die Gefäßschlinge gerade dort trifft, wo sie frei durch die Leibeshöhle zieht. Man sieht an diesem Bilde zunächst auf beiden Seiten das Vorderende des ersten Vornierenostiums (O^1) und medial davon die Urwirbelkommunikation des betreffenden Mesodermsegmentes (*uwc*). Rechterseits (links in der Figur) ist die Leibeshöhle sehr viel geräumiger als links, und in diesem Theil der Leibeshöhle sieht man, nur von einem einschichtigen, kubischen Epithel überkleidet, einen Gefäßquerschnitt (*gf*). Geht man in der Serie nach vorn, so sieht man dieses Gefäß mit der Aorta in Verbindung treten, geht man nach hinten, so sieht man es sich mit der Dotterarterie vereinigen, von der an dem abgebildeten Schnitt natürlich noch nichts zu sehen

sein kann. — Ich habe außerdem von der linken Vorniere dieses Embryo ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 2 in der Ansicht von der medialen (Fig. 2 *A*) und ventralen Seite (Fig. 2 *B*) abgebildet. Hier interessirt uns nur das zweite Bild, das uns die dorsale Wand der Leibeshöhle im Bereiche der Vorniere zeigt. Wie an dem Modell von dem Embryo mit 62 Urwirbeln (Fig. 1 *C*), sehen wir auch hier zwei Reihen von Ostien neben einander: eine mediale, welche den Urwirbelkommunikationen (*uc*) und eine laterale, welche den Vornierenostien (O^I und O^{II}) entspricht. Das erste, schlitzförmige Vornierenostium ist durch den früher erwähnten Epithelstrang (*s*) in eine vordere und hintere Hälfte getheilt. Ob dieser Epithelstrang, wie es immerhin wahrscheinlich ist, einem Rest eines Septums zwischen zwei Vornierenostien entspricht, mag dahingestellt bleiben.

Bei einem Embryo mit ungefähr 74 Urwirbeln (vgl. Textfig. 15) besitzt die Vorniere jederseits zwei Ostien, welche im Allgemeinen wie bei dem vorhergehenden Embryo beschaffen sind. Nur sind die beiden Ostien jeder Vorniere nur mehr durch sehr dünne Epithelbrücken von einander geschieden. Das zweite Ostium der rechten Seite ist sehr viel kleiner als das der linken. Das vorderste Ende des ersten linken Ostiums liegt in einer Querschnittsebene mit der hinteren Hälfte der Leber; auf der rechten Seite beginnt es etwas weiter hinten. Die rechte Vorniere erstreckt sich also wieder etwas weniger weit nach vorn als die linke. Auf beiden Seiten reicht aber die Vorniere nach vorn weit über die Pankreasanlage hinaus. — Die Dotterarterie entspringt mit einer einfachen Wurzel, wendet sich zunächst nach unten und sogar etwas nach hinten, um dann, wie früher, um die Hinterfläche der Anlage des rechten Leberlappens zum Dotter zu ziehen. Eine Gefäßschlinge wie beim vorigen Embryo ist weder rechts noch links zu sehen. Aus dem Gesagten geht hervor, dass die Dotterarterie in demselben Maße, als die Leber an Umfang gewinnt, aus ihrer ursprünglichen Richtung abgelenkt wird; während sie Anfangs nach vorn und außen, dann direkt nach außen zog, verläuft sie jetzt zunächst nach hinten und außen, um erst in einiger Entfernung von der Aorta nach vorn umzubiegen.

Ich schalte hier ein, was ich an einem Embryo von Scyllium catulus mit 75—76 Urwirbeln — leider dem einzigen Scylliumembryo, an dem ich die Vorniere untersuchen konnte — gefunden habe. Wenn auch die Vorniere dieses Embryo wesentlich eben so gebaut ist, wie bei Pristiurus, so geben doch die Querschnitte so

eigenthümliche Bilder, dass man, wenn man an die Querschnittsbilder von Pristiurus gewohnt ist, Anfangs etwas Mühe hat, sich an ihnen zurecht zu finden. Ich bin überzeugt, dass eine genaue Untersuchung der Entwicklung von Scyllium manches Detail kennen lehren wird, das von allgemeinem Interesse ist. Die Vorniere des erwähnten Embryo zeigt auf beiden Seiten denselben Bau, in so fern sie auf beiden Seiten drei Ostien besitzt, von denen das erste das größte, das letzte das kleinste ist. Was den Querschnittsbildern etwas Befremdendes giebt, ist auch nicht die Vorniere selbst, sondern sind die Gefäße. Die Dotterarterie entspringt wie bei Pristiurus von der rechten Seite der Aorta, setzt sich aber jetzt noch aus zwei Wurzeln zusammen, einer vorderen stärkeren und einer hinteren schwächeren; von der letzteren zieht ein Gefäß nach hinten, das wahrscheinlich als Gekrösarterie zu deuten ist. Linkerseits entspringt in gleicher Höhe mit der vorderen Wurzel der Dotterarterie von der Aorta ein ziemlich weites Gefäß, welches, nur von Peritonealepithel umschlossen, eine kurze Strecke weit frei durch den dorsalen Theil der Leibeshöhle zieht, um sich unterhalb der medialen Lippe des ersten Vornierenostiums, wie es scheint, in die hintere Kardinalvene zu ergießen. Ich habe auf Taf. XV Fig. 6 ein Querschnittsbild dieses Embryo gezeichnet, das uns beiderseits das erste Ostium (O^I), rechts die vordere Wurzel der Art. vitellina (art_1) und links die Wurzel jenes kleinen Gefäßes (gf) zeigt, dessen Verlauf so eben beschrieben wurde. — Aber auch auf der rechten Seite zeigt die Serie noch ein Verhalten, welches von dem bei Pristiurus abweicht. Unmittelbar hinter dem dritten Ostium zieht nämlich hier eine, mit einer deutlichen Epithelzotte besetzte Peritonealduplikatur von der rechten Seite des Mesenteriums nach außen, um sich derart mit der Somatopleura zu verbinden, dass dadurch eine nach vorn offene Nische der Leibeshöhle abgegrenzt wird. Obwohl ich dieser Bildung keine größere Bedeutung zuschreiben möchte, erwähne ich sie doch, damit künftige Untersucher ihre Aufmerksamkeit darauf richten.

Ein Pristiurusembryo mit 76 Urwirbeln zeigt jederseits zwei Vornierenostien, die im Wesentlichen so beschaffen sind wie bei dem Embryo mit 74 Urwirbeln (vgl. Textfig. 16). Auffallend ist die Enge des zweiten linken und die Weite des zweiten rechten Ostiums. Wie früher, reicht die linke Vorniere etwas weiter nach vorn als die rechte. Auffallend sind ferner noch zwei Zellbrücken auf der rechten Seite, von denen die erste in der Höhe des Vorderendes des ersten, die zweite hinter dem Hinterende des zweiten Ostiums gelegen

ist. Die erste zieht von der medialen Seite des Vornierenostiums zur Aorta, die zweite von der dorsalen Wand der Leibeshöhle zur Wurzel des Gekröses. Irgend eine Bedeutung scheinen diese Zellbrücken nicht zu besitzen. — Die Dotterarterie entspringt mit einfacher Wurzel aus der Aorta und zieht zunächst nach hinten und unten um die hintere Fläche des rechten Leberlappens herum.

Ein Embryo mit ungefähr 78 Urwirbeln zeigt rechts nur ein, links zwei Vornierenostien (vgl. Textfig. 17). Die große Länge des rechten Ostiums im Vergleich mit den beiden der linken Seite lässt es wohl nicht zweifelhaft erscheinen, dass das rechte Ostium aus der Verschmelzung von zwei Ostien, die denen der rechten Seite entsprochen haben werden, entstanden ist. Die Dotterarterie verhält sich fast genau so wie bei dem zuletzt besprochenen Embryo. — Einen Schnitt aus dieser Serie habe ich auf Taf. XIV Fig. 6 abgebildet. Derselbe trifft das erste linke Ostium nahe seinem hinteren Ende und das einfache Ostium der rechten Seite etwas vor seiner Mitte. Über die Vorniere zieht auf beiden Seiten fast horizontal die Urwirbelkommunikation hinweg, um bei *uc* in die Leibeshöhle zu münden. An der dorsalen Wand der Leibeshöhle liegen also hier jederseits zwei Ostien neben einander: ein mediales, das Ostium der Urwirbelkommunikation, und ein laterales, das Vornierenostium. Dorsal von der Urwirbelkommunikation ist jederseits der Querschnitt der hinteren Kardinalvene (*v.c.p*) zu sehen. Die Dotterarterie (*art*) ist schief durchschnitten; das sie umhüllende Gewebe verbindet sich ventralwärts mit der Hinterfläche der Anlage des rechten Leberlappens; die rundliche Zellmasse, welche dorso-medial von der Dotterarterie gelegen ist, halte ich für eine Zottenbildung ohne besondere Bedeutung; das kleine, in dieser Zellmasse enthaltene Lumen umschließt, wie ich ausdrücklich betone, keinen Gefäßquerschnitt.

Von der linken Vorniere dieses Embryo habe ich wieder ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 3 *A* und *B* von der medialen und ventralen Seite abgebildet. Hier interessirt uns nur die zweite Ansicht (3 *B*), welche uns die beiden Vornierenostien (O^I und O^{II}) und die Ostien der Urwirbelkommunikationen (*uc*) zeigt. Letztere werden uns später noch eingehend beschäftigen. Hinsichtlich der Vornierenostien bemerken wir, dass das zweite der Mittellinie näher liegt als das erste.

An einem Embryo mit ungefähr 83 Urwirbeln sind beiderseits wieder zwei Vornierenostien vorhanden, die aber sehr dicht hinter einander liegen und nur durch ungemein schmale Septen von ein-

ander getrennt sind (vgl. Textfig. 18). Rechts reicht die Vorniere weiter nach hinten als links, erstreckt sich aber wieder weniger weit nach vorn. Das erste linke Vornierenostium ist sehr viel tiefer als das rechte. — Auffallend ist, dass der Ursprung der Dotterarterie so weit nach hinten verlegt ist. In ziemlich großer Entfernung von ihr scheint von der Aorta, ähnlich wie bei dem Embryo mit ungefähr 70 Urwirbeln (Textfig. 14), eine Gefäßschlinge abzugehen, um

Fig. 18.

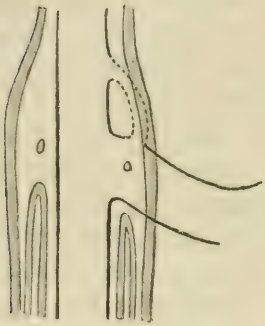


Fig. 19.

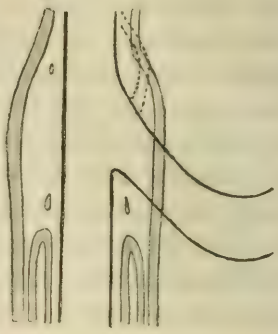


Fig. 20.

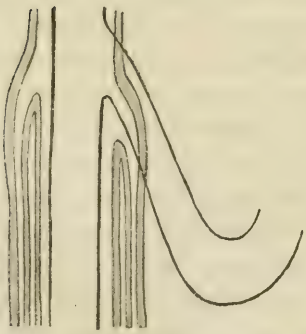
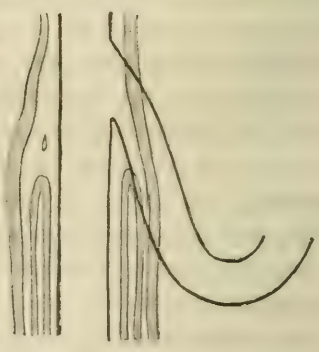


Fig. 21.



sich später mit der Wurzel der Dotterarterie zu verbinden; sie ist in der Rekonstruktionszeichnung mit punktirten Linien angegeben. Es scheinen also hier ganz ähnliche Verhältnisse vorzuliegen, wie in dem früher erwähnten Fall.

Von der linken Vorniere dieses Embryo habe ich wieder ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 4 *A* in dorsaler und Fig. 4 *B* in ventraler Ansicht abgebildet. Die dorsale

Ansicht zeigt Vorniere (*vn*) und Vornierengang (*vng*) wieder in so innigem Zusammenhang, dass sich eine Grenze zwischen beiden nicht angeben lässt; nur der Vergleich mit der ventralen Ansicht lässt erkennen, dass diese Grenze ungefähr an die mit × bezeichnete Stelle zu verlegen ist. Die ventrale Ansicht zeigt die beiden Vornierenostien (O^I und O^{II}) und lehrt, dass dieselben derart gegen einander verschoben sind, dass das erste weit lateral, das zweite medial gelegen ist. Alle anderen Eigenthümlichkeiten dieser Bilder werden uns noch bei der Beschreibung der Urniere beschäftigen.

Ein Embryo mit 87 Urwirbeln zeigt beiderseits zwei Vornierenostien, die wieder nur durch sehr dünne Zellbrücken von einander geschieden sind (Textfig. 19). Das zweite Ostium ist jederseits sehr kurz. In der Nähe des Vorderendes des ersten linken Ostiums schieben sich ein paar Zellen vor, die auch in der Rekonstruktion angedeutet sind; dieselben besitzen wohl sicher keine weitere Bedeutung. Die Dotterarterie entspringt mit einfacher Wurzel. Vor ihrem Abgang von der Aorta zieht von der rechten Seite des Mesenteriums ein Gewebsstrang frei durch die Leibeshöhle im Bogen nach hinten zur Wurzel der Dotterarterie. Dieser Strang ist in Textfig. 19 durch Punkte angedeutet. Er enthält kein Gefäß.

Ein Embryo mit ungefähr 94 Urwirbeln ist der jüngste, der jederseits nur ein einfaches Ostium besitzt (Textfig. 20). Dasselbe ist zugleich erheblich kürzer als die Ostien früherer Stadien. Vom Vorderende des Ostiums erstreckt sich, wie übrigens auch, wenngleich in geringerem Grade, schon bei jüngeren Embryonen, verdicktes Peritonealepithel eine lange Strecke weit nach vorn. Das Ostium ist gegen dieses Epithel ganz allmählich ausgeflacht. — Die Dotterarterie wendet sich stark nach hinten, um den größer gewordenen rechten Leberlappen von hinten her zu umkreisen.

Ein Embryo mit 95 Urwirbeln zeigt rechts ein einfaches, links ein getheiltes Ostium (Textfig. 21). Die beiden Ostien der linken Seite sind viel länger als das einfache der rechten Seite. Über die Ostien hinaus nach vorn findet sich wieder verdicktes Peritonealepithel. Beide Ostien sind länger als die des vorigen Embryo, aber sehr viel kürzer als die des Embryo mit 87 Urwirbeln. — Die Art. vitellina hat gleichen Verlauf wie beim Embryo mit 94 Urwirbeln. Die Vornieren liegen jetzt in denselben Querschnittsebenen wie die vorderen zwei Drittel der Leber. — Nach einem Plattenmodell der linken Vorniere dieses Embryo sind auf Taf. XVI Fig. 5 *A* und *B* eine Ventral- und eine Dorsalansicht gegeben. Wie man aus Fig. 5 *B* ersieht, ist das

zweite Ostium hier viel weniger medianwärts verschoben als in dem Fall von Fig. 4 *B*. —

Bei den nun folgenden Embryonen war ich nicht mehr im Stande die Urwirbel genau zu zählen; ich muss daher, so weit ich es versäumt habe, die Länge zu messen, ein paar Worte zur genaueren Charakterisirung beifügen.

Der erste dieser Embryonen besitzt mindestens 100, aber jedenfalls nicht viel mehr Urwirbel. Der Ramus lateralis vagi reicht über zwanzig Segmente. Am ersten Kiemenbogen sitzt als erste Andeutung der Spritzlochkieme ein kleines Knötchen; eben so trägt auch der sechste Kiemenbogen ein kleines Knötchen. Dieser Embryo zeigt rechterseits zwei, linkerseits ein Ostium. Das zweite

Fig. 22.

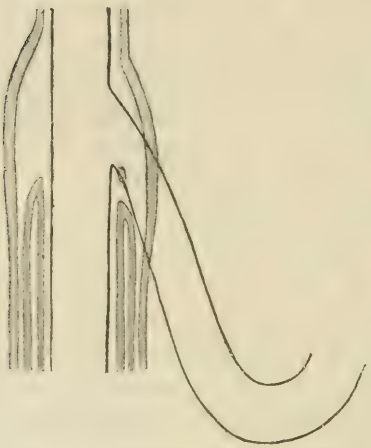
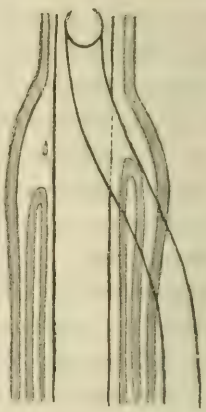


Fig. 23.



Ostium der rechten Seite ist sehr kurz und nur durch eine dünne Zellbrücke vom ersten getrennt (Textfig. 22). Vom vorderen Ende beider Vornieren breitet sich das Epithel ziemlich weit über die Umgebung aus. — Das vordere Ende der Vornieren liegt jetzt in einer Querschnittsebene mit dem Sinus venosus und dem hinteren Ende des Ösophagus; wie bei fast allen jüngeren Embryonen reicht die linke Vorniere weiter nach vorn als die rechte. — Die Dotterarterie zeigt gleichen Ursprung und Verlauf wie bei den zwei zuletzt besprochenen Embryonen. Unmittelbar hinter ihrem Abgang von der Aorta ist das dorsale Mesenterium in einer Länge von ungefähr 0,05 mm unterbrochen; es findet sich also hier im Mesogastrium ein Loch.

Bei einem etwas älteren Embryo, dessen Spritzlochkieme aus

vier kleinen Knötchen besteht und bei dem der rechte Kiemenbogen an seinem Hinterrande drei kleine Knötchen trägt, ein Embryo, der ungefähr 17 mm lang war, sind links zwei, rechts ein einfaches Ostium vorhanden (Textfig. 23). Die beiden Ostien der linken Seite sind aber nur durch eine dünne Zellbrücke von einander geschieden; sie sind auf Taf. XVI Fig. 6 *B*, welche ein Plattenmodell von der ventralen Seite zeigt, zu sehen. Das verdickte Peritonealepithel, welches sich über die Ostien nach vorn erstreckt, breitet sich ausnahmsweise bei diesem Embryo auf der rechten Seite weiter aus als links. — Die Dotterarterie entspringt rein ventral von der Aorta und zugleich schon sehr weit vorn. Sie bleibt nach ihrem Ursprung noch längere Zeit rein ventral von der Aorta liegen, so dass man auf Querschnitten zwei Lumina verschiedener Weite über einander trifft: oben die Aorta, unten die Art. vitellina. Sodann läuft sie durch die rechte Hälfte der Leibeshöhle, im Allgemeinen so wie früher, nach hinten um den rechten Leberlappen herum.

Ein Embryo, der im konservirten Zustande 19 mm maß und bei welchem am Spritzloch fünf, am letzten Kiemenbogen mindestens sieben Kiemenfäden standen, besaß jederseits nur ein einfaches Ostium. Dasselbe hatte sich weit von der Medianebene entfernt, war nach außen gerückt und lag seitlich vom Ösophagus. Einen Schnitt durch diesen Embryo habe ich auf Taf. XIV Fig. 7 abgebildet. Man sieht hier zunächst in der Mitte des Bildes den Ösophagus (*oe*), dessen innere Epithelbekleidung nur an den Seiten kleine Lumina erkennen lässt. Der Ösophagus hängt an einem kurzen Gekröse. Rechts und links von ihm münden die beiden Vornierenostien (*O*) in die Leibeshöhle; das Epithel der Ostien ist stark verdickt und dieses verdickte Epithel setzt sich von den Ostien aus noch eine Strecke weit ventralwärts fort. Von Gefäßen sieht man in der Mitte die Aorta (*ao*) und unter ihr, nur wenig nach rechts verschoben, die Art. vitellina (*A.vit*); in einiger Entfernung davon rechts und links die hinteren Kardinalvenen (*v.c.p*), welchen dorso-medial sympathische Ganglien aufgelagert sind. In der ventral vom Ösophagus gelegenen Gewebsmasse, welche, wie Sagittalschnitte lehren, die Leber mit dem Sinus venosus des Herzens verbindet, sind die weiten Lichtungen der beiden Lebervenensinus (*lv*) zu sehen.

Ein Embryo von 22,5 mm Länge zeigte wesentlich dieselben Verhältnisse; nur waren die beiderseits einfachen Ostien noch mehr ventralwärts gewandert. Das Ostium der linken Seite dieses Embryo

ist auf Taf. XVI Fig. 7 *B* nach einem Plattenmodell gezeichnet; es ist sichelförmig und wendet sich von außen und unten nach innen und oben.

Bei einem Embryo von 25,3 mm Länge sind die Ostien bereits um den Ösophagus herumgerückt und liegen an dessen ventraler Seite. Sie benutzen bei ihrer Wanderung das Septum, welches von der ventralen Fläche des Ösophagus zur dorsalen Seite der Einmündungsstelle der beiden Lebervenen in den Sinus venosus zieht. In dieses Septum sind zugleich die Lebervenen eingeschlossen.

Bei einem Embryo von 27 mm Länge haben sich die beiden Ostien bis zur Berührung genähert, sind aber noch nicht mit einander verschmolzen. Der Querschnitt, der uns diese Verhältnisse zeigt (Taf. XIV Fig. 8), bietet auch noch in anderer Hinsicht Interessantes und empfiehlt sich dadurch zur genaueren Betrachtung. Zunächst sehen wir wieder den Ösophagus (*oe*), in dessen Wand schon eine deutliche Muskelschicht (*m*) zur Entwicklung gekommen ist. Außen liegt dieser Muskelschicht der Ramus intestinalis vagi auf (*vg*), der bekanntlich dem Stamm des Vagus bei höheren Thierformen entspricht. Ventral vom Ösophagus sieht man den Querschnitt einer kleinen, flachen Höhle (*lh,*); es ist dies jener Theil der Leibeshöhle, welcher sich distalwärts in die Peritonealhöhle, proximalwärts in die Perikardialhöhle fortsetzt, welcher also die beiden, ursprünglich in weiter Verbindung stehenden Theile der Leibeshöhle mit einander in Kommunikation bringt. Dorsal vom Ösophagus ist die Aorta (*ao*) und neben ihr rechts und links der Grenzstrang des Sympathicus (*sy*) zu sehen; daran schließen sich die Schiefschnitte der Kardinalvenensinus (*v.c.p*), welche gerade nach außen vom Ösophagus gelegen sind. Endlich ist noch der proximale Theil der Peritonealhöhle (*lh*) mit dem Anschnitt der Leber (*l*) zu sehen. Die Vornierengänge (*t*) ziehen von der ventro-lateralen Seite des Ösophagus an der Außenseite der Lebervenen (*lv*) vorüber nach innen und unten und legen sich in der Mittellinie an einander, ohne aber mit einander zu verschmelzen.

Eine Verschmelzung der Ostien ist erst bei Embryonen von 30 und 31 mm Länge eingetreten. Die Lage des gemeinsamen Ostiums an der hinteren, der Leber zugewendeten Fläche des Zwerchfells ist aus Fig. 7 Taf. XV, welche einen Sagittalschnitt durch einen Embryo von 31 mm Länge darstellt, zu ersehen.

Wer die im Vorhergehenden mitgetheilten Beobachtungen aufmerksam prüft, wird finden, dass es zwar leicht ist, die Hauptresultate derselben kurz zusammenzufassen, aber ungemein schwer, für die zahlreichen Details einen präcisen Ausdruck zu finden. Die Hauptresultate lassen sich in folgende drei Sätze zusammenfassen: 1) die Vornieren werden zu den proximalen Enden der Tuben; 2) die Tubenostien leiten sich von den Vornierenostien ab und 3) die Dotterarterie entwickelt sich aus den Vornierenarterien der rechten Seite. In dieser ganz allgemein gehaltenen Fassung stimmen meine Resultate ziemlich gut mit den Resultaten der früheren Untersucher, namentlich VAN WIJHE's und RÜCKERT's, überein. Im Detail ergeben sich aber mancherlei nicht unwichtige Abweichungen.

Die erste Frage, die wir uns vorzulegen haben, geht dahin, ob eine Verschmelzung der Vornierenostien stattfindet oder nicht; ferner, wenn sie stattfindet, in welcher Ausdehnung. VAN WIJHE geht über diese Frage ziemlich rasch hinweg; er beschreibt die Rück- und Umbildung der Vorniere an Pristiurusembryonen von 55, 71, 73 und 76 Urwirbeln und an Scylliumembryonen von 57 und 60 Urwirbeln und findet bei den drei jüngsten Embryonen jederseits drei, bei dem nächstfolgenden auf einer Seite drei, auf der anderen zwei und bei den zwei ältesten auf einer Seite ein, auf der anderen zwei Ostien; da er sich zugleich davon überzeugte, dass die Ostien allmählich näher an einander rücken, so glaubt er mit den Worten schließen zu dürfen: »Hiermit achte ich den Beweis der Verschmelzung der Ostia für erbracht und erspare dem Leser die Beschreibung der weiteren Stadien, welche alle mit den erwähnten übereinstimmen. Nach der Periode mit 90 Somiten ist beiderseits stets nur ein Ostium vorhanden« (l. c. pag. 478).

Ganz anders lauten die Angaben RÜCKERT's. Nach ihm sollen sich proximaler und distaler Abschnitt der Vorniere in differenter Weise weiter entwickeln. Der proximale Abschnitt soll eine Rückbildung erfahren, indem die beiden ersten Divertikel verstreichen und endlich ganz verschwinden; der distale dagegen soll sich vom Mesoderm allmählich abschnüren. Da diese Abschnürung »anfänglich eine partielle, unterbrochene ist, so erzeugt sie zunächst einen geschlossenen Kanal, welcher durch getrennte Öffnungen mit der Leibeshöhle kommunicirt, also eine Bildung, welche sich mit der fertigen Vorniere anderer Wirbelthiere vergleichen lässt«. — »Dieser doppelte Process, der Schwund des proximalen und die Abschnürung des distalen Abschnittes« soll »schließlich eine Form der ganzen

Ausbildung herbeiführen, welche bei den Selachiern zeitlebens persistirt.« Von der ganzen Vornierenanlage soll nur »ungefähr die Mitte« erhalten bleiben und zur Tubenöffnung werden. Da nun RÜCKERT »die vordere Hälfte der Vorniere durch Schwund verloren gehen«, die hintere »sich von der Leibeshöhle total abschnüren und zum vorderen Theil des primären Urnierenganges« werden lässt, so kann er auch keine Verschmelzung der ursprünglichen Ostien annehmen, sondern nur glauben, dass eines der mittleren Ostien erhalten bleibe und zur Tubenöffnung werde. Ich muss übrigens gestehen, dass mir die ganze Darstellung RÜCKERT's ziemlich unverständlich geblieben ist; es würde mir daher auch sehr schwer werden, auf die Details seiner Angaben einzugehen. Ich bin überzeugt, dass die Darstellung viel klarer, aber auch wesentlich anders hätte ausfallen müssen, wenn RÜCKERT sich entschlossen hätte, Rekonstruktionen irgend welcher Art auszuführen.

Meine Untersuchungen haben gezeigt, dass die Zahl der Vornierenostien mit fortschreitender Entwicklung abnimmt in der Weise, dass Anfangs vier, dann drei, später zwei und schließlich nur ein Ostium jederseits vorhanden sind; sie haben ferner gezeigt, dass die Ostien allmählich näher an einander rücken, so dass sie sich in späteren Stadien auf eine geringere Zahl von Segmenten vertheilen als in früheren. Muss sich schon aus diesen beiden Thatsachen, die zum Theil schon VAN WIJHE bekannt waren, mit großer Wahrscheinlichkeit der Schluss ergeben, dass eine Verschmelzung der Vornierenostien stattfindet, so wird diese Wahrscheinlichkeit zur Gewissheit durch die Beobachtung, dass zuweilen ein einfaches Ostium sich über dieselbe Strecke ausdehnt, die früher von zwei Ostien eingenommen wurde. Damit ist aber keineswegs gesagt, dass immer und ausnahmslos alle Ostien mit einander verschmelzen müssen; es ist sehr wohl denkbar, dass sich zuweilen einzelne Ostien schließen und verschwinden, ohne mit den anderen zu verschmelzen. Für diese Möglichkeit spricht bis zu einem gewissen Grade auch der Umstand, dass die Vornieren der Selachier oder wenigstens die Vornieren von Pristiurus einer ziemlich weitgehenden Variabilität unterworfen sind. Diese Variabilität muss Jedem auffallen, der meine Rekonstruktionen aufmerksam betrachtet. Wir können zwar mit einiger Bestimmtheit sagen, dass ein Embryo mit 60—70 Urwirbeln nur ganz ausnahmsweise mehr als drei und weniger als zwei Ostien besitzen wird, oder ein Embryo mit 70—80 Urwirbeln nur ausnahmsweise mehr als zwei oder aber beiderseits nur ein einfaches Ostium; aber wir können

z. B. nicht sagen, dass ein Embryo mit 75 Urwirbeln, wenn er sonst normal entwickelt ist, jederseits zwei Ostien besitzen müsse.

Diese Variabilität kommt auch in sehr auffälliger Weise in dem Verhalten der Dotterarterie zum Ausdruck. Schon im ersten Kapitel wurde darauf hingewiesen, dass die Art, in welcher sich die Vornierenarterien zur Dotterarterie zusammensetzen, keine ganz bestimmte ist, und das Gleiche hat auch die Untersuchung der späteren Stadien gelehrt. Wohl in den meisten Fällen dürften sich die drei ersten Vornierenarterien definitiv zur Dotterarterie zusammensetzen. Die zwei oder drei, Anfangs völlig getrennten Wurzeln rücken später, indem sie sich erweitern, näher an einander, bis es schließlich zu einer vollständigen Verschmelzung kommt. Hier haben wir also eines jener seltenen Beispiele vor uns, dass eine später einfache Arterie aus der Verschmelzung mehrerer Arterien hervorgeht. Diese Thatsache ist VAN WIJHE und RÜCKERT ganz entgangen; beide leiten die Dotterarterie von einer einzigen Vornierenarterie ab und lassen die anderen zu Grunde gehen. Ich habe guten Grund zu der Annahme, dass für Torpedo ganz Ähnliches gilt wie für Pristiurus.

VAN WIJHE theilt mit, dass das Ostium abdominale des Vornierenganges allmählich nach hinten rücke; er findet es bei einem Embryo von 17 mm Länge in der Querregion des sechsten, bei einem Embryo von 24 mm Länge in der Querregion des achten und bei einem Embryo von ungefähr 30 mm Länge in der Querregion des neunten Spinalganglions. Damit stimmt ungefähr überein, was ich mir darüber notirt habe; ich finde es bei einem Embryo von 19 mm Länge in der Querregion des fünften, bei einem Embryo von 25 mm Länge in der Querregion des siebenten und bei einem Embryo von 30 mm Länge in der Querregion des neunten Spinalganglions. Nun besitze ich unter meinen Skizzen aus früherer Zeit eine solche eines Pristiurusembryo mit 99—100 Urwirbeln, auf welcher ich notirt habe, dass das erste, deutlich als solches erkennbare Spinalganglion in der Höhe des fünften Urwirbels gelegen sei. Daraus würde sich nach einer von mir ausgeführten Berechnung, die ich aber, weil ich dem Gegenstande keine allzu große Wichtigkeit beimesse, nicht hierhersetzen will, eine Verschiebung um mindestens fünf Segmente ergeben. — Viel wichtiger als diese Verschiebung gegenüber den Urwirbeln scheint mir die Verschiebung gegenüber den Baucheingeweiden zu sein. Ich habe in der ersten Fortsetzung der Theorie des Mesoderms erwähnt, dass bei Embryonen mit 63 Urwirbeln die Leberanlage im Bereiche des vierten und fünften und die Pankreas-

anlage im Bereiche des sechsten und siebenten Urwirbels liege; im Bereiche des siebenten bis zehnten Urwirbels aber liegt die Vorniere. Nun erfolgt eine Verschiebung nicht bloß in der Weise, dass Leber und Pankreas mehr und mehr nach hinten wachsen, sondern dass sie sich in toto nach hinten verschieben, so dass, wie wir gesehen haben, das Ostium abdominale des Vornierenganges schließlich proximalwärts von der Leber zu liegen kommt. Mit diesen Verschiebungen hängt auch die Ablenkung der Dotterarterie aus ihrer ursprünglichen Richtung aufs innigste zusammen. So lange die Leber vor der Vorniere liegt und klein ist, kann die Dotterarterie schief nach vorn und unten ziehen; wenn sich die Leber nach hinten schiebt und vergrößert, wird die Dotterarterie mehr und mehr aus dieser Richtung abgelenkt; selbstverständlich kann sie aber nie vor der Leber verlaufen, sondern wird stets den rechten Leberlappen von hinten umkreisen müssen.

Die Vorniere der Selachier ist ein rudimentäres Organ und damit mag es im Zusammenhang stehen, dass sie keinen Glomerulus besitzt. Allerdings haben sich sowohl Rückert als van Wijhe bemüht, Glomeruli nachzuweisen; doch ist ihnen dieser Nachweis meines Erachtens nicht gelungen. Nach Rückert sollen die Glomeruli Ausbuchtungen der Vornierenarterien sein; er sagt, das Gefäß (nämlich eine Vornierenarterie) laufe »nicht einfach an der Vornierenfalte vorbei, sondern buchte sich gegen deren offene Basis etwas aus und treibe dabei eine solide, aus Rund- und Spindelzellen bestehende Sprosse ins Innere der Falte hinein«. »Diese von der medialen Peritonealwand in die Vornierenfalte hineinwachsende Gefäßsprosse stimmt so vollständig mit der ersten Anlage eines Vornierenglomerulus, wie sie von Fürbringer für die Amphibien beschrieben und abgebildet wird, überein, dass ich kein Bedenken trage, diesen Vorgang als eine Glomerulusbildung aufzufassen« (pag. 240). Ich kann nun weder die große Übereinstimmung mit dem Vornierenglomerulus der Amphibien zugeben, den wohl Jeder aus eigener Anschauung kennt, noch kann ich finden, dass das von Rückert beschriebene Gebilde die Bedingungen erfüllt, denen ein Vornierenglomerulus gerecht werden muss. Von einem solchen ist doch zum allermindesten zu verlangen, dass er eine Gefäßschlinge enthalte, die von der Aorta zur hinteren Kardinalvene führt. Eine einfache Ausbuchtung einer Arterie ist noch keine Gefäßschlinge, geschweige denn ein Glomerulus[1].

[1] Rückert hat die Embryonen, denen die Schnitte der Figg. 16 und 18

Etwas vorsichtiger in der Deutung ist VAN WIJHE. Auch er hat den von RÜCKERT beschriebenen Strang gesehen, beschreibt ihn aber als einen »Theil der Scheidewand zwischen dem ersten und zweiten Ostium des Pronephros« (pag. 481) und sagt hinsichtlich der Gefäße dieses Stranges, »dass mit Sicherheit sowohl ein Zweig der Aorta (rechts an der Abgangsstelle der Dotterarterie oder ein wenig auf dieselbe gerückt) als der Vena cardinalis in denselben zu verfolgen waren«. Er hebt aber ausdrücklich die Schwierigkeiten hervor, die sich einer Deutung des Stranges als Vornierenglomerulus entgegenstellen, da ein Glomerulus »bis jetzt nie als ein an beiden Enden befestigter, frei durch die Leibeshöhle ziehender Strang beschrieben ist«[1]. Aus den Abbildungen scheint mir hervorzugehen, dass VAN WIJHE zwei ganz von einander verschiedene Gebilde für Glomeruli gehalten hat. Das Gebilde, das er auf der rechten Seite des Embryo der Fig. 6 *a* bis 6 *h* als Glomerulus bezeichnet, ist aller Wahrscheinlichkeit nach identisch mit dem Strang, den ich im Vorhergehenden von mehreren Embryonen beschrieben und auf Taf. XIV Fig. 5 und 6 abgebildet habe. Etwas Anderes scheint das Gebilde auf der linken Seite des Embryo zu sein; ein Gefäß dürfte es nach den Abbildungen wohl kaum einschließen. Wenn es, wie VAN WIJHE meint, wirklich ein Rest des Septums zwischen erstem und zweitem Vornierenostium ist, so giebt das doch noch nicht den geringsten Schein von Recht, es als Glomerulus zu deuten. Es müsste denn ein Glomerulus von höchst eigenartiger Bildung sein, der nicht das Geringste mit einem Vornierenglomerulus eines Teleostiers oder Amphibiums gemein hätte. — Ich kann daher weder die von RÜCKERT noch auch die von VAN WIJHE beschriebenen Gebilde für Vornierenglomeruli halten. Von Allem, was ich gesehen habe, möchte noch am ersten die auf der linken Seite des von mir beobachteten Scylliumembryo vorhandene Bildung als Andeutung eines Glomerulus

---

entnommen sind, entweder von hinten nach vorn geschnitten oder er hat die Schnitte verkehrt aufgelegt; es thut dies schließlich nicht viel zur Sache, aber es hätte erwähnt werden müssen, da es sehr störend wirkt. Die Fig. 18 kann auch nicht, wie es im Text heißt, zeigen, dass die Vornierenarterie »mit der rechten Subintestinalvene konfluirt« (pag. 239), denn das mit *g* bezeichnete Gefäß ist nicht die Subintestinalvene, sondern die Dotterarterie; von der Subintestinalvene ist auf dem Bilde nichts zu sehen. — Die Figur erinnert an meine Fig. 6 Taf. XIV.

[1] VAN WIJHE hält es für nöthig, für den Glomerulus der Vorniere den Namen Glomus einzuführen. Warum hält er es nicht für nöthig, auch für die Glomeruli der Nachniere oder des Metanephros einen neuen Namen zu machen?

aufzufassen sein. Der Befund steht aber zu isolirt, um darauf weitergehende Schlüsse zu bauen. Ich kann also nicht finden, dass man bisher bei den Selachiern etwas als konstante Bildung gefunden hat, was als Vornierenglomerulus gedeutet werden dürfte. —

Bekanntlich kann ein Organ nach einer bestimmten Richtung rudimentär werden und doch nach einer anderen Richtung funktionell thätig bleiben oder aber eine neue, ihm ursprünglich fremde Funktion übernehmen. In diesem Falle befindet sich die Vorniere der Selachier. Sie ist rudimentär, in so fern sie die Wiederholung eines harnbereitenden Organs ist, sie ist dagegen nicht rudimentär, in so fern sie zum proximalen Ende der Tube wird und dadurch zu dem Geschlechtsapparat in funktionelle Beziehung tritt. Rudimentäre Organe zeigen einen nicht unbeträchtlichen Grad von Variabilität; vielleicht hängt damit die Variabilität der Vorniere der Selachier zusammen.

Wenn wir Umschau halten, bei welchen Thieren die Vorniere gut ausgebildet ist, so gut, dass wir Grund zur Annahme haben, sie stehe eine Zeit lang in funktioneller Thätigkeit, und auf der anderen Seite, bei welchen Thieren sie rudimentär ist, so rudimentär, dass wir ihr unmöglich die Rolle eines harnbereitenden Organs zuschreiben können, so finden wir sie in dem ersten Fall bei den Petromyzonten, Ganoiden (Acipenser, Lepidosteus), Teleostiern und Amphibien, im zweiten Fall dagegen bei den Selachiern und allen Amnioten. Ganz im Allgemeinen könnten wir also, wenn die Selachier nicht entgegenständen, sagen, die Vorniere sei bei den niederen Wirbelthieren gut, bei den höheren schlecht entwickelt. Nun machen aber die Selachier eine merkwürdige Ausnahme; sie sind die einzige, tieferstehende Gruppe, deren Vorniere schlecht entwickelt ist, so schlecht, dass sie sogar von einem Forscher wie Balfour übersehen werden konnte[1]. Die Organisationsstufe, auf welcher die erwachsenen Thiere stehen, kann also für die Ausbildung der Vorniere nicht maßgebend sein; wohl aber die Organisationsstufe, auf welcher die Thiere geboren werden oder das Ei verlassen. Nun finden wir, dass alle jene

[1] Im »Handbuch der vergleichenden Embryologie«, Bd. II, pag. 621 u. ff. sagt Balfour: Die »merkwürdigste Eigenthümlichkeit (des Exkretionssystems der Selachier) ist der Mangel eines Pronephros«. »Die erste Anlage des Systems erscheint als knopfähnliche Vorragung des Mesoblasts, welche aus der Zwischenzellmasse nahe der Gegend des Hinterendes des Herzens seitlich vorspringt.« »Der Knopf ist das einzige Gebilde, das als Rudiment eines Pronephros betrachtet werden kann.«

Formen, die eine gut entwickelte Vorniere besitzen, als Larven oder aber sonst in ganz unreifem Zustande das Ei verlassen. Als Larven schlüpfen bekanntlich die Petromyzonten und Amphibien aus[1]; ganz unfertig, wenngleich nach der üblichen Terminologie nicht als Larven, kommen die Ganoiden und Teleostier zur Welt. Nun können wir uns nicht gut vorstellen, dass ein Wirbelthier oder überhaupt eine höher organisirte Thierform im Stande sein sollte, längere Zeit ein selbstthätiges Leben zu führen, ohne im Besitz eines stickstoffausscheidenden, harnbereitenden Organs zu sein. Die genannten Formen aber werden geboren, lange bevor es zur Entwicklung der Urnieren gekommen ist; das einzige harnbereitende Organ, das sie mit zur Welt bringen, ist die Vorniere, und diese wird nun entsprechend weiter gebildet; erst später, wenn die Urnieren in Funktion treten, schwinden sie oder treten wenigstens gegen diese in den Hintergrund. Die Selachier dagegen verlassen das Ei in einem Zustande, der sich von dem der erwachsenen Thiere nicht sehr weit entfernt; die Urniere ist nicht nur längst angelegt, sondern auch schon in allen ihren Theilen gut entwickelt und funktionsfähig. Es liegt daher kein Grund vor, wesshalb auch noch die Vorniere eine weitere Ausbildung erfahren sollte. Und ganz ähnlich verhalten sich die Amnioten. Wenn auch einzelne in unreifem Zustande geboren werden, so kommen sie doch alle in einem Zustande zur Welt, in welchem die Niere schon einen hohen Grad der Ausbildung besitzt. Es kann auch hier vorkommen, dass eines der embryonalen Harnorgane noch längere Zeit nach der Geburt in Funktion bleibt; dann ist es aber stets die Urniere, nie die Vorniere. So wissen wir, dass sich bei den Eidechsen die Urnieren erst im zweiten Lebensjahre zurückbilden, und Selenka hat mitgetheilt, dass beim Opossum noch wochenlang nach der Geburt die Urniere in voller Thätigkeit getroffen wird[2].

---

[1] Einzelne Formen werden zwar in völlig ausgebildetem Zustande geboren, legen aber ein Larvenleben im Uterus zurück, wie z. B. Salamandra atra. Derartige Ausnahmen erschüttern daher nicht die Regel.

[2] Zu einer ganz ähnlichen Auffassung ist H. H. Field in seiner sehr lesenswerthen Abhandlung über die Vorniere der Amphibien gelangt. (»The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia«. Bull. of the Museum of comparative Zoology. Harvard College. Vol. XXI. No. 5. 1891.) Er spricht zunächst die Ansicht aus, dass sich die Vorniere als ein larvales Exkretionsorgan entwickelt habe und fährt dann fort: »In order to justify this position, it will be necessary to consider whether the pronephros is functional in those Vertebrates, which, viewed from this standpoint, would seem to re-

III. Der Vornierengang.

Es gilt gegenwärtig als eine, über allem Zweifel feststehende Thatsache, dass der Vornierengang der Selachier aus dem Ektoderm seine Entstehung nimmt. Meine Beobachtungen haben mir aber die Überzeugung aufgedrängt, dass er gerade so wie bei den meisten, ja wahrscheinlich bei allen Wirbelthieren, mesodermalen Ursprungs ist. — Die erste Anlage des Vornierenganges haben wir bei Pristiurus-Embryonen mit 34—35 Urwirbeln gefunden. Sie stellt einen, auf dem Querschnitt sichelförmigen Strang dar, der die Kuppen der einzelnen Hervorwölbungen der lateralen Mesodermlamelle, aus denen der Vornierenwulst zusammengesetzt ist, mit einander verbindet (Sammelrohr Rückert's). Bei einem der jüngsten Embryonen, welche diesen Strang zeigten, reichte er nicht über die hintere Grenze des dritten Vornierensegmentes hinaus. Bei einem anderen Embryo, der im Übrigen gleich weit entwickelt war, erstreckte er sich noch über das vierte Segment, ohne aber hier mit dem Vornierenwulst in Verbindung zu treten. Später bildet sich auch eine Verbindung des Stranges

---

quire this organ, and in such alone. For the present purpose, two methods of sexual reproduction may be distinguished: 1. that in which the mother spends her energy in producing a large number of offspring, which are early forced to care for themselves; and 2. that in which the mother produces a small number of eggs, and, either by giving to each a large quantity of reserve food yolk or by nourishing the young embryo within her own body, secures the existence of her offspring without calling into play their individual activities« (pag. 302 und 303). In die erste Klasse gehören nun die Formen mit funktionirender, in die zweite jene mit rudimentärer Vorniere. — Der Unterschied zwischen der Auffassung Field's und meiner eigenen liegt zunächst darin, dass ich die Vorniere nicht geradezu als »Larvenorgan« betrachten kann; als Larvenorgane sind nur solche Organe zu betrachten, die von den Larven selbst zur Sicherung ihrer individuellen Existenz erworben wurden. Die Vorniere dagegen ist ein Organ, das aller Wahrscheinlichkeit nach schon von den Acraniern auf die Cranioten vererbt wurde. Zweitens kann ich nur eine ganz indirekte Beziehung zwischen der Größe und Zahl der Keime und der Menge des Nahrungsdotters auf der einen Seite und der Entwicklung der Vorniere auf der anderen erblicken. Die Eier der meisten Knochenfische besitzen einen großen Nahrungsdotter und doch kommt es zur Ausbildung einer funktionirenden Vorniere. Wie mir scheint, hängt dies einzig und allein damit zusammen, dass die Thiere im unreifen Zustande ausschlüpfen, und hat daher mit der Menge des Nahrungsdotters nichts zu thun. Indessen ist nicht zu verkennen, dass der physiologische Grundgedanke, der Field bei seiner Aufstellung geleitet hat, im Wesentlichen derselbe ist, wie der von mir entwickelte, oder diesem mindestens sehr nahe kommt.

Ähnliche Ansichten wie Field hat auch Semon vertreten.

mit dem vierten Vornierensegment aus und der Strang wächst nun unter dem Ektoderm allmählich nach hinten.

Diese Thatsachen lassen, wie mir scheint, keine andere Deutung zu als die, dass sich die einzelnen Vornierensegmente oder, mit anderen Worten, die in Form solider Wülste angelegten Vornierenkanälchen an ihren lateralen Enden mit einander verbinden und durch diese Verbindung den Vornierengang liefern. Demnach ist der Vornierengang eben so als ein Produkt des Mesoderms anzusehen wie die Vorniere selbst.

Es wurde früher darauf hingewiesen, dass die erste Anlage des Vornierenganges vorn und hinten in einer allerdings sehr beschränkten Strecke mit dem Ektoderm in Verbindung tritt. Dass die Verbindung des Vorderendes nicht als eine Verschmelzung, sondern nur als eine innige Anlagerung ans Ektoderm angesehen werden kann, wurde schon früher hervorgehoben; von der Verbindung des Hinterendes soll gleich unten die Rede sein.

Wie gesagt, wächst der Gang unter dem Ektoderm nach hinten. Bei einem Embryo mit 37 Urwirbeln endigt er im 11. Gesammtsegment, reicht also ein Segment über die Vorniere hinaus. Im Stadium von 42 Urwirbeln haben wir das Hinterende des Ganges links an der Grenze zwischen 12. und 13., rechts zwischen 13. und 14. Segment gefunden, und im Stadium von 45—46 Urwirbeln reichten beide Gänge noch um ein Segment weiter nach hinten. Im Stadium von 50 Urwirbeln war das Hinterende des Ganges ungefähr in der Höhe des 17. Segmentes zu sehen, und an einem Embryo von 63 Urwirbeln fand ich es beiläufig in der Höhe des 27. Segmentes. Bei einem Embryo mit ungefähr 74 Urwirbeln reicht der Gang bis zu jener Erweiterung des Darmes, die später zur Kloake wird, und zwar rechts etwas weiter als links; umgekehrt ist bei einem Embryo von ungefähr 78 Urwirbeln der linke Gang etwas länger als der rechte. Bei einem Embryo mit ungefähr 83 und eben so bei einem solchen mit 87 Urwirbeln sind die Gänge mit den Wänden der Kloake in Verbindung getreten, ohne dass es aber zu einer offenen Kommunikation zwischen Gängen und Kloake gekommen wäre.

Das Hinterende des Ganges läuft stets in eine feine Spitze aus und legt sich mit derselben gewöhnlich, aber nicht immer, so innig an das Ektoderm an, dass es zu einer wirklichen Verschmelzung mit demselben zu kommen scheint. Ich habe nun, um zu erfahren, was diese wirkliche oder scheinbare Verschmelzung für eine Bedeutung hat und ob sich das Ektoderm in der That an der Bildung des

Ganges betheiligt oder etwa gar, wie behauptet wird, der ganze Gang mit Ausnahme seines vordersten Endes aus dem Ektoderm entsteht, eine große Reihe von Horizontal- und Sagittalschnitten untersucht und bin zu der Überzeugung gekommen, dass eine solche Betheiligung des Ektoderms ausgeschlossen werden muss.

Ich habe auf Taf. XIV Fig. 9—11 einige Schnitte bei starker Vergrößerung (Zeiss Homog. Imm. Apochr. 2,0 mm, Apert. 1,40 mm) gezeichnet. Die Fig. 10 *A* zeigt das hinterste Ende des rechten Vornierenganges eines Embryo von 46 Urwirbeln; der noch ganz kurze Vornierengang ist hier überall deutlich vom Ektoderm getrennt mit Ausnahme seines hintersten Endes; dieses ist mit dem Ektoderm so innig verbunden, dass man nicht die geringste Trennungsspur zwischen beiden wahrnimmt. Dass aber trotzdem eine Betheiligung des Ektoderms an der Bildung des Ganges ausgeschlossen werden muss, zeigt schon das Verhalten des linken Vornierenganges desselben Embryo, dessen distales Ende in Fig. 10 *B* abgebildet ist. Hier hat sich der Gang vollständig vom Ektoderm gelöst; das Ende des Ganges ist in eine feine Spitze ausgezogen, und am Ektoderm, das sich weit abgehoben hat und das daher in der Figur nicht mitgezeichnet ist, lässt sich nicht einmal mit annähernder Wahrscheinlichkeit die Stelle angeben, von der sich der Gang abgelöst hat. Würde das Ektoderm an der Bildung des Ganges betheiligt sein, so müsste doch an demselben eine Spur einer stattgefundenen Trennung wahrzunehmen sein. — Noch beweisender ist die Fig. 11, die einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo mit 43 Urwirbeln entnommen ist. Man sieht hier durch das Ektoderm, dessen Kerne in der Zeichnung dunkel gehalten sind, das Hinterende des noch ganz kurzen Vornierenganges durchschimmern; seine Kerne sind nur in den Kontouren angegeben. Der Gang läuft in eine feine Spitze aus, die von dem Kern einer Ektodermzelle gedeckt wird und in welche sich ein sehr langgezogener Kern des Vornierenganges hineinerstreckt. Weder das Ektoderm noch der Vornierengang zeigen irgend welche Eigenthümlichkeiten, die auf eine genetische Beziehung zwischen beiden bezogen werden könnten. Das Ektoderm befindet sich in tiefster Ruhe und nichts weist auf eine Proliferation desselben in der Richtung gegen den Vornierengang hin. Wenn eine solche Proliferation stattfände, müsste doch am Präparate davon etwas zu sehen sein, sie müsste sich zum mindesten in einer dichteren Stellung der Ektodermzellen zu erkennen geben. Eben so wenig ist aber auch am Vornierengang etwas zu

bemerken, was auf ein besonders lebhaftes Wachsthum seines Hinterendes bezogen werden könnte. — Auch bei älteren Embryonen muss eine Betheiligung des Ektoderms an der Bildung des Vornierenganges ausgeschlossen werden. Die Fig. 9 *A* und 9 *B* zeigen uns die hinteren Enden der beiden Vornierengänge eines Embryo mit ungefähr 63 Urwirbeln. Auf beiden Seiten läuft der Vornierengang in eine feine Spitze aus, die zwar an das Ektoderm herantritt, mit demselben aber nicht verschmilzt. Von besonderer Wichtigkeit ist der Schnitt der linken Seite (Fig. 9 *B*), weil gerade über dem Hinterende des Ganges eine Theilungsfigur zu sehen ist. Diese Figur, die aus zwei Tochterknäueln besteht, ist so gestellt, dass ihre Achse parallel oder nahezu parallel der Oberfläche des Ektoderms gerichtet ist. Würde der Vornierengang aus dem Ektoderm entstehen, so müsste die Achse mehr oder weniger senkrecht gegen die Oberfläche des Ektoderms gerichtet sein. Auch die Form der Kerne des Hinterendes des Ganges spricht nicht zu Gunsten einer Ableitung desselben aus dem Ektoderm (vgl. namentlich Fig. 9 *B* und 11). Die Kerne sind zumeist in der Richtung des Längenwachsthums des Ganges ausgezogen und die Theilungsfiguren, die man innerhalb des Ganges antrifft, sind gewöhnlich so gestellt, dass ihre Achsen parallel der Längsachse des Ganges liegen. Eine solche Theilungsfigur ist z. B. im Vorderende des Ganges der Fig. 12 Taf. XIV zu sehen. Freilich kommen oft genug auch solche Theilungsfiguren vor, deren Achsen senkrecht auf der Richtung des Ganges stehen; die Zellen vermehren sich eben nicht bloß im Sinne des Längenwachsthums des Ganges, sondern auch in dem des Dickenwachsthums. Übermäßig zahlreich sind allerdings die Theilungsfiguren im Gange nicht; aber sein Wachsthum ist auch kein übermäßig rasches und die Zahl der Theilungsfiguren dürfte vollkommen seiner Wachsthumsgeschwindigkeit entsprechen. Aus der Thatsache, dass die Theilungsfiguren im ganzen Gang ziemlich gleichmäßig vertheilt sind und sich keineswegs bloß auf das Hinterende beschränken oder auch nur hier besonders zahlreich sind, muss der Schluss gezogen werden, dass das Wachsthum des Ganges überall ungefähr das gleiche ist. Das Längenwachsthum des Ganges ist also nicht etwa auf eine besondere Lebhaftigkeit der Proliferation seines Hinterendes zu beziehen. Ich muss dies desshalb betonen, weil man nicht bloß in dem speciell hier vorliegenden Falle, sondern auch in zahlreichen anderen Fällen in den Fehler verfallen ist, dem Ende eines langgestreckten Organs eine besondere Wachsthumsenergie zuzuschreiben.

Auffallend bleibt es immerhin, dass der Gang sich mit seinem Hinterende so innig an das Ektoderm anlegt, dass er mit ihm zu verschmelzen scheint. Irgend einen Grund muss diese Thatsache wohl haben. Nun ist man sehr gern geneigt, in besonders schwierigen Fällen, in welchen alle ontogenetischen Erklärungsversuche im Stiche zu lassen scheinen, die Phylogenie zu Hilfe zu nehmen und in der Vererbung längst entschwundener Zustände das Causalmoment für das individuelle Geschehen zu suchen. So hat man es auch in dem vorliegenden Falle gemacht; man hat die kühne Hypothese aufgestellt, dass bei den Vorfahren der Wirbelthiere der Vornierengang auf der Haut ausgemündet habe und hat in der Verbindung des Ganges mit dem Ektoderm einen Rest dieses primitiven Verhaltens zu erkennen geglaubt. Die bekannte Entdeckung Boveri's, dass beim Amphioxus die Harnkanälchen in den Peribranchialraum münden, schien dieser Hypothese zu Hilfe zu kommen. Man hat aber dabei vergessen, dass diese Hypothese noch immer nicht die Nöthigung in sich schließt, den Vornierengang aus dem Ektoderm abzuleiten; die Hypothese kann immerhin richtig sein und trotzdem kann der Gang von seinem Anfang bis zu seinem Ende mesodermalen Ursprungs sein. Eine wirkliche Erklärung scheint mir diese Hypothese daher nicht zu enthalten.

Bekanntlich ist bei den Petromyzonten, Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien von einer Verbindung des Vornierenganges mit dem Ektoderm nichts wahrzunehmen und es ist auch meines Wissens nicht der Versuch gemacht worden, den Gang hier aus dem Ektoderm abzuleiten. Wohl aber legt sich der Gang außer bei den Selachiern auch bei den Amnioten mehr oder weniger dicht ans Ektoderm an und verschmilzt vielleicht mit ihm; beim Kaninchen scheint er geradezu ins Ektoderm einzutreten und in demselben weiterzuwachsen, ein Umstand, der bekanntlich Flemming u. A. verleitet hat, ihn vom Ektoderm abzuleiten. Nun sind das Erstere durchwegs Formen, bei welchen das Ektoderm ungemein dicht den unter ihm liegenden Organen aufliegt, während es bei den Selachiern und, wenn auch in geringerem Grade, bei den Amnioten mehr oder weniger davon abgehoben ist, so dass unter ihm ein ziemlich ansehnlicher Raum bestehen bleibt, der allem Anscheine nach mit Flüssigkeit gefüllt ist. Vielleicht liegt in diesen Thatsachen auch der Grund des verschiedenen Verhaltens des Vornierenganges zum Ektoderm. Der Vornierengang, der einen langen, stabähnlichen Körper darstellt, braucht, wie es scheint, bei seinem Wachsthum irgend einen Halt und findet

diesen leichter und sicherer am Ektoderm, das während der Zeit seines Wachsthums nur geringfügigeren Veränderungen unterworfen ist als am Mesoderm, das gerade dort, wo der Gang liegt, sehr mächtige Verschiebungen und Umlagerungen erfährt. Mag man diesen Erklärungsversuch, dem ich durchaus kein größeres Gewicht beilegen möchte, und der vielleicht durch einen besseren ersetzt werden kann, acceptiren oder nicht, so viel geht aus den von mir mitgetheilten Thatsachen wohl mit Sicherheit hervor, dass die Verbindung des Vornierenganges mit dem Ektoderm nicht als ein Beweis für die Abstammung des Vornierenganges aus dem Ektoderm angesehen werden kann.

Die Gründe, die Rückert, van Wijhe und Laguesse für diese Abstammung anführen, sind durchaus nicht beweisend. Rückert theilt zunächst mit, dass »der Vornierengang nur aus dem Ektoblast ohne Betheiligung des Mesoblast hervorgeht« und sagt dann weiter: »Die sämmtlichen Serien gleichen sich zunächst darin völlig, dass der Vornierengang an seinem distalen Ende, gleichviel bis zu welcher Körperregion dasselbe vorgedrungen ist, sich zu einer dünnen, meist einschichtigen Zellenplatte auszieht, welche mit dem Ektoderm derart verschmilzt, dass man sie als Bestandtheil des letzteren ansehen muss. An diesem Endabschnitt findet man den Gang stets in seiner ersten Anlage begriffen; wenn man von hier aus die Serie schrittweise nach vorn verfolgt, so trifft man die verschiedenen Stufen seiner Ausbildung an ein und demselben Embryo neben einander« (pag. 243). Rückert verfällt also hier in den oben gerügten Fehler; er hält das Hinterende des Ganges für dessen jüngsten Theil und schreibt ihm eine besondere Wachsthumsenergie zu. Um diesen ektodermalen Ursprung des Vornierenganges zu beweisen, beruft sich Rückert, wie dies gegenwärtig Sitte ist, auf Zelltheilungsfiguren in demjenigen Theile des Ektoderms, welcher mit dem Hinterende des Ganges verschmolzen ist. Einen, wie Rückert sagt, »in dieser Hinsicht ziemlich prägnanten Schnitt« hat er in Fig. 36 abgebildet. Am Hinterende des Ganges sind hier drei Theilungsfiguren zu sehen. Diejenige, welche sich unmittelbar an den Vornierengang anschließt und auf die es daher zunächst ankommt, ist ein Mutterstern, der so gestellt ist, dass man auf ihn in der Richtung der Achse sieht; die Achse steht also parallel zum Ektoderm, nicht senkrecht, wie sie stehen müsste, wenn die Figur beweisend sein sollte. Die beiden anderen Theilungsfiguren sind meiner Ansicht nach irrelevant. Ich werde übrigens weiter unten auf diese Art der Beweisführung noch zurück-

kommen. — Rückert will überdies gefunden haben, dass in vereinzelten Fällen der Vornierengang »aus einer regulären Einstülpung des Ektoblast, welche sich abschnürt, hervorgeht« (pag. 245). Offenbar lag hier eine Faltenbildung des Ektoderms vor, die in Folge der Sublimatbehandlung entstanden war.

Van Wijhe giebt die Zeit der Entstehung des Ganges richtig an, verfällt aber in Beziehung auf die Art seiner Entstehung in denselben Fehler wie Rückert; jedoch spricht er sich nicht so bestimmt für eine ausschließlich ektodermale Abkunft aus. Er sagt: »Was seine Abstammung betrifft, so betheiligt sich das Ektoderm sicher an seiner Bildung, indem er in ähnlicher Weise wie die Nerven der Seitenorgane weiterwächst. Eben so wenig wie bei diesen Nerven möchte ich eine ausschließliche Abstammung von der Haut behaupten, da die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass Zellen des Pronephros unter fortgesetzten Theilungen den Gang in seiner ganzen Länge mitbilden helfen. Doch kommt mir Letzteres nicht wahrscheinlich vor« (pag. 484). An einer anderen Stelle heißt es: »Wer die Entstehung des Ganges aus dem Ektoderm annimmt, ... der muss nach meiner Ansicht als erste Anlage des Ganges die Stelle betrachten, wo der Pronephros zuerst mit der Haut verschmilzt« (pag. 478). »Bei seinem weiteren Wachsthum ist der Gang nun mit seinem hinteren Ende immer mit der Haut verlöthet, bis er die Gegend, wo sich später der Anus bildet, erreicht hat« (pag. 484).

Fig. 24.

Auch van Wijhe beruft sich, um die Betheiligung des Ektoderms an der Bildung des Ganges zu beweisen, auf Kerntheilungsfiguren. Er meint, man finde zuweilen Tochtersterne, deren eine Hälfte in der Haut, deren andere in der Anlage des Ganges liege. Ein solches Bild hat er auf Taf. XXX Fig. 5 *b* gezeichnet. Ich habe dasselbe in nebenstehender Skizze *a* wiedergegeben und daneben in Skizze *b* die Verhältnisse so gezeichnet, wie sie sich wahrscheinlich gezeigt haben würden, wenn nicht in Folge der unzweckmäßigen Fixirung (konc. Sublimatlösung) eine Verquellung des Vornierenganges mit dem Ektoderm stattgefunden hätte. Ich bin also der Ansicht, dass beide Tochtersterne der van Wijhe'schen Figur dem Vornierengang angehören. Ich muss dazu noch bemerken, dass ich nie (mit

Ausnahme meiner Präparate aus früherer Zeit) den Vornierengang in größerer Ausdehnung als auf einem oder zwei Schnitten mit dem Ektoderm in Verbindung getroffen habe. Wo er noch so dick ist wie auf der VAN WIJHE'schen Figur, ist er stets deutlich vom Ektoderm getrennt. — VAN WIJHE erwähnt noch zwei weitere Theilungsfiguren, die ähnlich gestellt waren wie die abgebildete; ich nehme an, dass er denjenigen Fall gezeichnet hat, der ihm am beweisendsten erschien und kann daher auch den anderen von ihm erwähnten Fällen kein Gewicht beilegen. — Das Beispiel lehrt, wie vorsichtig man in der Beurtheilung von Theilungsfiguren sein muss.

Auch LAGUESSE glaubt für die ektodermale Abstammung des Vornierenganges eintreten zu können. Seine Beweisführung ist wesentlich dieselbe wie diejenige RÜCKERT's und VAN WIJHE's; sie lautet: »Elle (der Vornierenwulst) se continue en un cordon cylindrique plein indépendant de l'épithélium du coelome, qui s'enfonce directement en arrière entre cet épithélium et l'ectoderme. Après un court trajet, il s'accole à ce dernier sans s'y confondre, mais plus loin il se fusionne intimement avec lui, s'aplatit et disparaît vers le 20e segment comme un simple épaississement ectodermique de coupe lenticulaire. Le pronephros se developperait donc aux dépens du mésoderme, mais son conduit, prologement du bourgeon primitif entrerait en connexion avec l'ectoderme après un court trajet oblique d'avant en arrière et de dedans en dehors, et se continuerait au delà par un processus secondaire aux dépens de cet ectoderme.« Der Acanthias-Embryo, auf den sich diese Beschreibung bezieht, hatte 37 Urwirbel; der Vornierengang erstreckte sich also etwas weiter nach hinten als bei Pristiurus.

Endlich werde auch ich gewöhnlich unter Denjenigen angeführt, die die ektodermale Abstammung des Vornierenganges behaupten. Es geschieht dies auf Grund einer Zeichnung, die ich vor etwa acht Jahren O. HERTWIG für sein Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte überlassen habe. Ich selbst habe mich zwar nie in diesem Sinne ausgesprochen, gebe aber zu, dass ich Anfangs (allerdings nur ganz kurze Zeit) die ektodermale Abstammung für sehr wahrscheinlich gehalten habe. Es geschah dies auf Grund von Präparaten, die ich damals angefertigt hatte; das Bild in O. HERTWIG's Lehrbuch giebt ein solches Präparat vollkommen naturgetreu wieder. Später habe ich aber bessere Präparate anfertigen gelernt und ich habe mich überzeugt, dass ich mich Anfangs im Irrthum befunden habe. Ich

habe davon auch schon vor zwei Jahren auf der Anatomenversammlung in Straßburg Mittheilung gemacht. —

Die weitere Ausbildung des Vornierenganges ist, abgesehen von der späteren Scheidung in den Wolff'schen und Müller'schen Gang, verhältnismäßig einfach. Der Gang höhlt sich im Anschluss an die Vorniere allmählich aus. Der jüngste Embryo, dessen Gang ein Lumen erkennen ließ, hatte 62 Urwirbel; doch war dasselbe nur im proximalen Abschnitt und auch da nicht auf allen Schnitten zu sehen. Es wechselten vielmehr Schnitte mit deutlichem Lumen mit solchen ohne Lumen ab. Gleichzeitig mit der Aushöhlung des Ganges ordnen sich dessen Zellen epithelial an. Das Lumen liegt nicht genau central, sondern ist etwas nach außen verschoben; daher kommt es, dass die mediale Wand des Ganges dicker ist als die laterale. Auch sind die Zellkerne der medialen Wand dichter gedrängt als die der lateralen.

Im Allgemeinen schreitet die Aushöhlung von vorn nach hinten fort. Der jüngste Embryo, dessen Gang in seiner ganzen Länge hohl war, hatte ungefähr 83 Urwirbel. Zugleich war bei ihm das Hinterende des Ganges, das sich, wie erwähnt, an die Wand der Kloake anlegt und mit ihr verschmilzt, kolbenförmig erweitert und umschloss eine sehr ansehnliche Höhle. Der Querschnitt dieses Theiles des Ganges war mehr als doppelt so groß als der Querschnitt des Vorderendes. Während sich also der Gang Anfangs ganz gleichmäßig von vorn nach hinten verschmächtigte, wird er jetzt zwar auch zunächst von vorn nach hinten dünner, erweitert sich aber an seinem Hinterende sehr rasch, um hier eine sehr große Höhle zu umschließen. — Ähnliche Verhältnisse zeigte ein Embryo mit 87 Urwirbeln, nur war die Blase, zu welcher der Gang an seinem distalen Ende erweitert war, kleiner als bei dem jüngeren Embryo. — Die Form des Querschnittes des Ganges ist bei den letzterwähnten Embryonen nicht überall gleich; häufig erscheint der Gang von oben nach unten zusammengedrückt und oft ist die dorsale Wand dicker als die ventrale. Das Lumen erscheint auf dem Querschnitt entweder kreisrund oder von oben nach unten zusammengedrückt oder dreieckig. Überall, wo die Urnierenkanälchen dem Gange aufliegen, wird dieser komprimirt, so dass, wie man namentlich an Sagittalschnitten gut sieht, engere und weitere Stellen des Ganges regelmäßig mit einander abwechseln. Auf dieses Verhalten hat schon Balfour aufmerksam gemacht.

Die blasenförmige Erweiterung des distalen Endes des Ganges

war auch an Embryonen mit 94 bezw. 95 Urwirbeln, sowie an etwas älteren sehr deutlich zu sehen. — Von den weiteren Veränderungen soll später die Rede sein.

IV. Die erste Entwicklung der Urniere.

Als Urwirbelkommunikationen habe ich im Vorhergehenden die ventralen Theile der Urwirbel bezeichnet, welche zur Verbindung mit den Seitenplatten dienen. RÜCKERT hat dafür den Namen Nephrotome eingeführt; da aber, wie wir sehen werden, nur ein ganz bestimmter Abschnitt der Urwirbelkommunikationen zu den Urnierenkanälchen wird, und da ferner auch nicht alle Urwirbelkommunikationen diese Umbildung erfahren, so erscheint mir die von RÜCKERT eingeführte Bezeichnung nicht zutreffend. VAN WIJHE hat für die Urwirbelkommunikationen den Ausdruck Mesomeren gebraucht; auch dieser Ausdruck deckt sich nicht vollkommen mit der von mir gebrauchten Bezeichnung; ich kann mich aber hauptsächlich desshalb nicht entschließen, ihn zu acceptiren, weil die Annahme desselben die Nothwendigkeit in sich schließt, noch die zwei anderen Bezeichnungen VAN WIJHE's, Epimeren und Hypomeren, anzunehmen, wozu doch wahrlich kein Grund vorliegt. Es ist, wie mir scheint, in den letzten Jahren mit der Bildung neuer griechischer Namen für die einzelnen Theile des Urwirbels des Guten etwas zu viel geschehen und die Arbeiten über die Differenzirung des Mesoderms haben dadurch an Klarheit und Verständlichkeit eher verloren als gewonnen. Ich wollte mit der Bezeichnung Urwirbelkommunikation auch keinen neuen Terminus schaffen, sondern lediglich ein thatsächliches Verhältnis zum Ausdrucke bringen.

Die Urwirbelkommunikationen liegen Anfangs, so lange die Embryonalanlage sich noch nicht vom Dotter abgehoben hat, nahezu horizontal. Je mehr sich die Embryonalanlage erhebt, um so steiler stellen sie sich, bis sie eine ungefähr senkrechte Richtung einnehmen. Sowie sich dann die Sklerotome zu bilden beginnen und sich dadurch neue Gewebsmassen zwischen Muskelplatten und Chorda einschieben, werden die Urwirbelkommunikationen aus der senkrechten Richtung abgelenkt und in eine schräg von außen und oben nach innen und unten ziehende Lage gebracht. In dieser Stellung treffen wir sie noch bei Embryonen mit 50—51 Urwirbeln (Taf. XIV Fig. 1 *uwc*). In ihren unteren Theil münden jetzt noch von der lateralen Seite her die Vornierenostien und unterhalb derselben treten

sie mit den Seitenplatten in Verbindung. Die Urwirbelkommunikationen umschließen durch lange Zeit eine sehr ansehnliche Höhle, die einerseits mit der Leibeshöhle kommunicirt, andererseits in die feine Spalte übergeht, welche Cutislamelle und Muskellamelle des Myotoms von einander scheidet (Myocöl HATSCHEK's) (vgl. namentlich die Figg. 1—6 Taf. X des ersten Theiles der Theorie des Mesoderms). Diese Richtung der Urwirbelkommunikationen ändert sich erst, wenn die ventralen Kanten der Myotome sich abwärts senken und bei ihrem weiteren Wachsthum zwischen parietale Seitenplatte und Ektoderm einschieben. — Die Urwirbelkommunikationen der vordersten Segmente verlieren alsbald ihre Höhle; ihre Wände lösen sich auf und gehen in embryonales Bindegewebe über, welches sich dem Bindegewebe des Sklerotoms beimischt. —

Ich werde nun wieder in der Weise vorgehen, dass ich zunächst die Umwandlungen, welche die Urwirbelkommunikationen erfahren, nach den auf einander folgenden Stadien beschreibe; die Schlüsse, die sich aus den Beobachtungen ergeben, werden dann leicht und sicher zu ziehen sein.

Bei Embryonen mit 50 und 52 Urwirbeln stellen die Urwirbelkommunikationen kurze Kanäle vor, die auf Querschnitten eine mediale und laterale Wand unterscheiden lassen. Die laterale Wand ist dicker, besteht aus ziemlich hohen, dichtgedrängten Cylinderzellen und setzt sich dorsalwärts kontinuirlich in die Cutislamelle des Urwirbels fort; die mediale Wand ist dünner, besteht aus locker an einander gereihten Zellen und geht dorsalwärts unmittelbar ins Sklerotom über. Hier verliert sie ihren epithelialen Charakter, während sie weiter ventralwärts, wo sie sich der Seitenwand der Aorta anlegt, epithelialen Bau besitzt. Wie Horizontalschnitte lehren, gehen mediale und laterale Wand vorn und hinten in einander über, und zwar in den mehr dorsal gelegenen Schnitten vorn im Bogen, hinten in spitzem Winkel, in den mehr ventral gelegenen Schnitten sowohl vorn als hinten in spitzem Bogen. Ganz ähnlich verhalten sich auch die Urwirbelkommunikationen bei Embryonen mit 53—54 und mit 55 Urwirbeln. Jedoch sind bei allen diesen Embryonen die Urwirbelkommunikationen nicht in allen Regionen des Körpers gleich beschaffen. Bei einem Embryo mit 52 Urwirbeln sind die Urwirbelkommunikationen der beiden ersten Segmente geschwunden; sie haben sich zu Bindegewebe aufgelöst. Dessgleichen ist auch bei einem Embryo mit 55 Urwirbeln von den beiden ersten Urwirbelkommunikationen nichts mehr zu sehen, die dritte ist nur mehr angedeutet,

die vierte deutlich, aber sehr bedeutend eingeengt und erst die fünfte ist, wie die folgenden, gut entwickelt und hat ein deutliches Lumen.

Bei einem Embryo mit 62 Urwirbeln ist von den drei ersten Urwirbelkommunikationen keine Spur mehr vorhanden; an Stelle der vierten und fünften sind nur solide Stränge von embryonalem Bindegewebe zu sehen, jedoch ist die Stelle, an welcher sie sich mit der Leibeshöhle verbanden, noch deutlich als kleine trichterförmige Grube kenntlich. Die erste, gut ausgebildete Urwirbelkommunikation ist die des sechsten Segmentes; sie liegt also ein Segment vor dem Beginn der Vorniere. — Von diesem Embryo habe ich, wie schon erwähnt, ein Plattenmodell angefertigt. In der Seitenansicht desselben (Taf. XVI Fig. 1 *A*) werden die Urwirbelkommunikationen (*uwc*) zum größten Theil von der Vorniere und dem Vornierengange verdeckt. Instruktiver ist daher für uns die Ansicht von der medialen Seite (Fig. 1 *B*). Wir sehen hier zunächst, dass die Urwirbelkommunikationen nicht direkt von oben nach unten ziehen, sondern schief von hinten und oben nach vorn und unten. Sie sind daher in einem nach vorn offenen Winkel an die Myotome angesetzt. Dort, wo sie von diesen abgehen, sieht man (bei *sc*) an der Zeichnung rauhe Stellen; diese entsprechen den Ursprungsstellen des Sklerotoms (vgl. damit die Figg. 5 und 6 Taf. X des ersten Theiles der »Theorie des Mesoderms« und die Figg. 1 und 3 Taf. XIV dieser Abhandlung). Die Urwirbelkommunikationen stellen kurze, trichterförmige Kanäle vor, deren weitere Öffnung mit der Leibeshöhle, deren engere mit der spaltförmigen Höhle der Myotome kommunicirt. — Die dritte Ansicht des Modells (Fig. 1 *C*), welche die dorsale Wand der Leibeshöhle von unten her zeigt, lässt die schon früher erwähnten zwei Reihen von Ostien erkennen; die laterale ist die Reihe der Vornierenostien, die mediale die Reihe der Einmündungsstellen der Urwirbelkommunikationen (*uc*).

Die dorsale Wand der Leibeshöhle ist im Bereiche der Vorniere breiter als hinter ihr, woselbst sie eigentlich auf eine schmale Furche beschränkt ist, welche die Urwirbelkommunikationen aufnimmt. Im Bereiche der Vorniere und ganz eben so proximal von ihr grenzt sich die dorsale Wand durch eine mediale und eine laterale Furche ab; die mediale liegt unmittelbar an der Radix mesenterii und in sie münden, so weit die Vorniere reicht, die Urwirbelkommunikationen ein; nach hinten setzt sich die mediale Furche in die erwähnte einfache Furche der dorsalen Wand der Leibeshöhle fort, welche die folgenden Urwirbelkommunikationen aufnimmt. — Die

laterale Furche nimmt die Vornierenostien auf. — In der proximal von der Vorniere liegenden Strecke, die an dem Modell nicht mehr zur Anschauung gebracht ist, münden die Urwirbelkommunikationen oder deren Reste, so weit überhaupt noch solche erkennbar sind, nicht in die mediale, sondern in die laterale Furche; dies ist an dem Querschnitt der Fig. 6 Taf. X des ersten Theiles meiner Mesodermarbeit deutlich zu sehen. Ich werde später noch einmal darauf zurückkommen.

Bei dem nächst älteren Embryo, einem solchen mit 63 Urwirbeln, lagen ganz ähnliche Verhältnisse vor. Von den drei ersten Urwirbelkommunikationen war keine Spur mehr vorhanden, von der vierten war nur auf der rechten Seite noch eine Andeutung zu sehen und erst die des fünften Segmentes war beiderseits gut entwickelt. Die Urwirbelkommunikation des achten Segmentes, also diejenige, die der Lage nach dem zweiten Vornierenostium entspricht, habe ich auf Taf. XIV Fig. 3 abgebildet. Die Einmündung in die Leibeshöhle ist nur auf der rechten Seite (auf der Figur links) zu sehen, linkerseits fällt sie nicht in den Schnitt. Es ist von Wichtigkeit, zu beachten, dass die mediale Wand der Urwirbelkommunikation ungefähr in halber Höhe der Aorta sich dorsalwärts in das Sklerotom fortsetzt; die laterale Wand dagegen geht, wie auf der rechten Seite des Bildes zu sehen ist, in die Cutislamelle des Urwirbels über. Die mediale Wand ist also nur so weit epithelial, als sie sich nicht ins Sklerotom fortsetzt.

Aus dem zweiten Segment hinter diesem, also aus einer Gegend, die jetzt, wo die Vorniere sich schon zusammengeschoben hat, bereits hinter dieser liegt, sind die Bilder 1 *a—f* Taf. XV genommen. Diese Bilder werden sofort verständlich, wenn man sich an das auf Taf. XVI Fig. 1 *B* dargestellte Modell hält, das ja nach einem fast gleichaltrigen Embryo angefertigt ist. Der in Fig. 1 *a* abgebildete Schnitt trifft das vordere, ventrale Ende der Urwirbelkommunikation des zehnten Segmentes; ihre Einmündung in die Leibeshöhle ist bei *uc* zu sehen. Lateralwärts davon liegt der Vornierengang (*vg*) und über diesem (bei uw_1) bemerkt man einen Schnitt durch die hintere untere Ecke des nächst vorhergehenden Myotoms (vgl. die Zeichnung des Plattenmodells). Das zur Urwirbelkommunikation gehörige Myotom ist bei *uw* getroffen. Auf dem nächstfolgenden Schnitt (Fig. 1 *b*) erscheint die Urwirbelkommunikation etwas tiefer, was bei Berücksichtigung der Verhältnisse des Plattenmodells wieder leicht verständlich wird. Die mediale Wand der Urwirbelkommunikation ist an der

Stelle, gegen welche die Bezeichnung *uwc* hinzielt, nicht so deutlich epithelial wie auf dem vorhergehenden Schnitte. Von dem Myotom des vorhergehenden Segmentes (uw_1) ist nur mehr ein Anschnitt zu sehen. — Der nun folgende Schnitt ist nicht gezeichnet; auf ihm erscheint die Urwirbelkommunikation noch etwas tiefer und von dem Myotom uw_1 sind nur mehr ein paar Zellen zu sehen. — Der dritte Schnitt hinter dem in Fig. 1 *a* gezeichneten (Fig. 1 *c*) zeigt von dem Myotom des vorhergehenden Urwirbels keine Spur mehr. Die Urwirbelkommunikation ist sehr viel tiefer geworden und hat sich dem Myotom *uw* sehr beträchtlich genähert. An der Stelle, gegen welche die Bezeichnung *uwc* zielt, hat die mediale Wand der Urwirbelkommunikation keinen epithelialen Charakter, sondern geht direkt in das lockere Bindegewebe des Sklerotoms (*sc*) über. Die laterale Wand dagegen besteht durchwegs aus hohen, dichtgedrängten Cylinderzellen; an ihrem dorsalen Ende schlägt sie sich medialwärts um. — Noch deutlicher ist dies an dem zweiten, darauffolgenden Schnitte der Serie zu sehen (Fig. 1 *d*). Der Unterschied zwischen medialer und lateraler Wand der Urwirbelkommunikation ist ungemein scharf und deutlich. Myotom und Urwirbelkommunikation haben sich fast bis zur Berührung genähert. Am ventralen Ende des Myotoms ist eine kleine Höhle oder Bucht, — die ventrale Erweiterung des spaltförmigen Myocöls, — zu sehen. — Der nun folgende Schnitt (Fig. 1 *e*) zeigt die Verbindung der lateralen Wand der Urwirbelkommunikation mit dem Myotom und der medialen mit dem Sklerotom. — Der letzte Schnitt endlich (Fig. 1 *f*) lässt erkennen, dass die laterale Wand der Urwirbelkommunikation sich lediglich in die äußere Lamelle des Myotoms, die Cutislamelle, fortsetzt. Der ventrale Theil der Urwirbelkommunikation ist in seiner hinteren Wand getroffen, wesshalb hier kein Lumen mehr wahrzunehmen ist. Auch dieses Verhalten wird aus einem Vergleich mit dem Plattenmodell leicht verständlich.

Fassen wir das Ganze zusammen, so können wir sagen: Laterale und mediale Wand der Urwirbelkommunikation sind typisch von einander verschieden; die laterale zeigt den Bau der Cutislamelle und besteht wie diese aus einem hohen, einschichtigen Cylinderepithel; die mediale Wand besitzt bloß in ihrem ventralen Theil epithelialen Bau, ihr dorsaler geht direkt ins Sklerotom über und stellt eigentlich einen Bestandtheil desselben dar. Dieser Unterschied zwischen medialer und lateraler Wand der Urwirbelkommunikationen ist eben so deutlich auch an Sagittal- und Horizontalschnitten zu

sehen. Immer zeigt sich die laterale Wand aus einem einschichtigen, hohen Cylinderepithel, die mediale aus dem lockeren, embryonalen Bindegewebe des Sklerotoms gebildet. Und gerade so wie auf Querschnitten, wie denen der Figg. 1 *c* und 1 *d*, die laterale Wand sich an ihrem Ende gegen die mediale umschlägt, so zeigt sie auch auf Sagittal- und Horizontalschnitten das Bestreben, sich vorn und hinten gegen die mediale Wand umzuschlagen. So giebt sich also schon frühzeitig die laterale Wand als der wichtigere Theil der Urwirbelkommunikationen zu erkennen.

Bei einem Embryo mit ungefähr 65 Urwirbeln zeigt von den vor der Vorniere gelegenen Urwirbelkommunikationen nur eine einzige noch ein deutliches Lumen; das zweitvordere stellt einen soliden Strang dar und von den darüber hinaus nach vorn zu gelegenen ist keine Spur mehr wahrzunehmen. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt ein Embryo mit 66—68 Urwirbeln. Auch hier ist an den gut erhaltenen Urwirbelkommunikationen, vor Allem von der des neunten Segmentes angefangen, der Unterschied zwischen den beiden Wänden stets deutlich zu erkennen.

Bei einem Embryo mit ungefähr 70 Urwirbeln ist die Urwirbelkommunikation des fünften Segmentes eben noch kenntlich, die des sechsten ist deutlich, die des siebenten zeigt das auf Taf. XIV Fig. 5 dargestellte Verhalten. Sie zieht fast horizontal, jedenfalls nicht mehr so schräg wie früher, von außen nach innen und mündet neben dem ersten Vornierenostium (O^I) in die Leibeshöhle. Die Änderung in der Verlaufsrichtung ist auf Rechnung des Umstandes zu setzen, dass sich die ventrale Myotomkante abwärts gesenkt hat. Von ihren Wänden ist die laterale oder ventrale, in die Cutislamelle fortgesetzte, kaum dicker als die mediale, so weit diese überhaupt epithelialen Bau besitzt. Ganz so ist auch noch die nächstfolgende Urwirbelkommunikation, also die des achten Segmentes, beschaffen. Von hier an ändert sich aber das Aussehen der Urwirbelkommunikationen in sehr auffälliger Weise, indem die ventrale und zugleich laterale Wand sehr viel dicker wird als die mediale; dadurch giebt sich die Urwirbelkommunikation des neunten Segmentes als etwas Besonderes zu erkennen und wir werden sehen, dass sich aus ihr oder, genauer gesagt, aus ihrer lateralen und dem epithelialen Theil der medialen Wand das erste Urnierenkanälchen entwickelt. Einen Schnitt durch die nächstfolgende Urwirbelkommunikation, also durch die des zehnten Segmentes, aus der sich das zweite Urnierenkanälchen entwickelt, habe ich auf Taf. XV Fig. 2 abgebildet. Der Schnitt

entspricht seiner Lage nach ungefähr dem der Fig. 1 *d* des Embryo mit 63 Urwirbeln. Die Verbindung mit dem zugehörigen Myotom erscheint erst zwei Schnitte weiter hinten. Die Figur lässt wieder den charakteristischen Unterschied zwischen medialer und lateraler Wand deutlich erkennen. Die mediale Wand zeigt, wie früher, nur auf verhältnismäßig kurzer Strecke epithelialen Bau und verliert diesen dort, wo sie ins Sklerotom übergeht. Die laterale Wand schlägt sich am Ende des Blindsäckchens, als welches die Urwirbelkommunikation auf dem Schnitt erscheint, gegen die mediale Wand um und hier finden sich Theilungsfiguren, welche so gestellt sind, dass man den Eindruck bekommt, als ob durch den Umschlag der lateralen Wand die mediale in der Strecke, welche vom Sklerotom gebildet wird, allmählich ergänzt und vervollständigt würde.

Von diesem Embryo habe ich ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 2 *A* und *B* abgebildet. Die erste der an diesem Modell zur Darstellung gebrachten Urwirbelkommunikationen ist auf dem Querschnitt der Fig. 5 Taf. XIV, und die letzte auf dem Querschnitt der Fig. 2 Taf. XV zu sehen. Ein Vergleich des Modells 2 *A* mit 1 *B* lehrt, dass die Urwirbelkommunikationen von vorn und hinten her eingeschnürt erscheinen, dass aber diese Einschnürung nur den dorso-lateralen, nicht auch den ventro-medialen Abschnitt derselben betrifft. —

Bei einem Embryo mit 74 Urwirbeln findet sich die erste deutliche Urwirbelkommunikation erst im siebenten Segment; im achten stellt sie einen offenen Kanal vor; im neunten ist sie so beschaffen wie beim eben besprochenen Embryo; ihre ventrale Wand besteht also wieder aus einem einschichtigen, hohen Cylinderepithel. Dadurch giebt sie sich wieder als die Anlage des ersten Urnierenkanälchens zu erkennen. Noch schärfer ist diese Eigenthümlichkeit der ventralen Wand an der Urwirbelkommunikation des zehnten und der folgenden Segmente ausgeprägt.

Bei einem Embryo mit 76 Urwirbeln ist im fünften Segment von der Urwirbelkommunikation, wenn überhaupt etwas, nur ein solider Strang zurückgeblieben; im sechsten Segment ist dieser Strang deutlich erkennbar; im siebenten stellt die Urwirbelkommunikation rechterseits einen offenen Kanal vor, ist aber linkerseits geschlossen; im achten ist beiderseits ein deutlicher Kanal zu sehen; im neunten und den folgenden ist wieder die ventrale Wand verdickt und dadurch geben sich diese Urwirbelkommunikationen wieder als Anlagen von Urnierenkanälchen zu erkennen. —

Länger müssen wir wieder bei den Bildern verweilen, die ein Embryo mit ungefähr 78 Urwirbeln giebt. Hier sind die ersten vier Urwirbelkommunikationen spurlos verschwunden; die fünfte hat sich gleichfalls rückgebildet, aber die Stelle, wo sie mit der Leibeshöhle in Verbindung trat, ist eben noch mit Mühe erkennbar; eben so ist die sechste zu Grunde gegangen, jedoch ist die Verbindungsstelle mit dem Peritoneum noch ganz deutlich erkennbar. Die erste gut erhaltene Urwirbelkommunikation ist die des siebenten Segmentes. Sie öffnet sich in die laterale Furche der dorsalen Wand der Leibeshöhle. Medial von ihr und über ihr liegt die hintere Kardinalvene. Die darauf folgenden Urwirbelkommunikationen treten alle in die mediale Furche der dorsalen Wand der Leibeshöhle ein. Die Urwirbelkommunikation des achten Segmentes umschließt eine leicht erkennbare Höhle. Die des neunten zeigt den oben erwähnten, für die Urnierenanlagen typischen Unterschied zwischen medialer und lateraler Wand und giebt sich dadurch als Anlage des ersten Urnierenkanälchens zu erkennen. Die des zehnten Segmentes zeigt diesen Unterschied vielleicht noch etwas deutlicher; sie wird zum zweiten Urnierenkanälchen.

Wir wollen nun zunächst die geschilderten Verhältnisse am Plattenmodell, das ich von diesem Embryo angefertigt und auf Taf. XVI Fig. 3 *A* und *B* abgebildet habe, genauer betrachten. Die Ansicht 3 *A* zeigt die ventralen Theile des siebenten bis elften Myotoms. Von den Urwirbelkommunikationen ist die erste auf vier Schnitten der Serie (bei einer Schnittdicke von 0,0075 mm) sichtbar. Sie tritt bei uc_1 Fig. 3 *B* mit der dorsalen Wand der Leibeshöhle in Verbindung. Die Urwirbelkommunikation des achten Segmentes ist trichterförmig und tritt bei $uc_{,,}$, also medial vom hinteren Ende des ersten Vornierenostiums, mit der Leibeshöhle in Verbindung. Die engste Stelle dieser Urwirbelkommunikation ist auf drei Schnitten der Serie sichtbar. Die Urwirbelkommunikation des neunten Segmentes lässt deutlich einen lateralen engeren und einen ziemlich scharf davon abgesetzten medialen, weiteren Abschnitt unterscheiden. Der engere ist nur auf zwei Schnitten der Serie sichtbar; der weitere (uc_1) zeigt auf Querschnitten den typischen Unterschied in der Beschaffenheit der Wände, der die Anlagen der Urnierenkanälchen charakterisirt. Dieser Theil der Urwirbelkommunikation stellt also die Anlage des ersten Urnierenkanälchens dar. Die gleiche Differenz im Bau der Wände lassen auch die Urwirbelkommunikationen des zehnten und elften und der folgenden Segmente erkennen. Der

laterale, engere Abschnitt der Urwirbelkommunikationen ist hier nur auf je einem Schnitte der Serie zu sehen. Der mediale, weitere Abschnitt (ur_2 und ur_3) oder die Anlage des zweiten und dritten Urnierenkanälchens ist größer und besser entwickelt als im neunten Segment. Die Anlage des ersten Urnierenkanälchens ist also kleiner als die Anlagen der folgenden.

Von der Urwirbelkommunikation des achten Segmentes habe ich auf Taf. XIV Fig. 6 einen Schnitt abgebildet. Wir können an ihr eine dorsale und zugleich mediale und eine ventrale, zugleich laterale Wand unterscheiden; zwischen beiden ist auf der linken Seite der Figur in der ganzen Ausdehnung ein Lumen zu erkennen. Die ventrale Wand setzt sich nach außen in die Cutislamelle fort, die dorsale tritt lateralwärts von der Aorta mit dem Sklerotom in Verbindung. Über ihr, bei *vcp*, ist der Querschnitt der hinteren Kardinalvene zu sehen.

Drei Schnitte durch die Urwirbelkommunikation des zehnten Segmentes, also durch die Anlage des zweiten Urnierenkanälchens, habe ich auf Taf. XV Fig. 3 *a—c* abgebildet. Der vorderste (3 *a*) zeigt uns beiderseits die Urnierenkanälchen als kleine Blindsäckchen, welche sich über den Vornierengang (*vg*) hinüberlegen. Man bemerkt an ihnen nicht bloß den typischen Unterschied zwischen ventrolateraler und dorso-medialer Wand, sondern, namentlich an der linken Seite der Figur, auch die Umbiegung der lateralen Wand am Ende des Blindsäckchens gegen die mediale Seite, so dass also jetzt nicht bloß der Grund des Säckchens, sondern auch ein Theil seiner medialen Wand von demselben Cylinderepithel gebildet wird, welches die ganze laterale Wand charakterisirt. Von der Kardinalvene ist nur auf der rechten Seite der Figur, dorsal von der Anlage des Urnierenkanälchens, etwas zu sehen. — Die zweite Figur (3 *b*) zeigt einen Schnitt, der sich nicht unmittelbar an den der Fig. 3 *a* anschließt, sondern von ihm durch einen Schnitt getrennt ist. Man sieht auch hier wieder sehr deutlich die Umbiegung der ventralen oder lateralen Wand des Urnierenkanälchens gegen die mediale Seite hin. — Die dritte Figur endlich (3 *c*) trifft die Verbindung mit dem Myotom. Der Urnierentrichter ist hier in seiner hinteren Wand getroffen. Von den beiden Wänden der Urwirbelkommunikation geht (wie früher auf Fig. 1 *f*) nur die ventrale in die Cutislamelle über, die dorsale ist gegen das Sklerotom nicht scharf abgesetzt.

Ganz ähnliche Bilder wie vom zweiten Urnierenkanälchen erhält man von den nächstfolgenden. Weiter nach hinten ändern sich

aber allmählich die Bilder, und wenn auch die Entwicklung der Urnierenkanälchen im ganzen Rumpf in wesentlich der gleichen Weise erfolgt, so zeigen sich doch in der hinteren Hälfte des Rumpfes einige Eigenthümlichkeiten, die nicht unwichtig sind und die daher eine genauere Beachtung erfordern.

Ich habe auf Taf. XVI Fig. 4 *a* und *b* zwei Schnitte durch die Anlage des 20. Urnierenkanälchens des in Rede stehenden Embryo gezeichnet. Die beiden Urnierenkanälchen der Fig. 4 *a* sind nicht in gleicher Höhe getroffen, sondern das der linken Seite (auf der Figur rechts) weiter vorn als das der rechten. Jenes zeigt erst zwei Schnitte weiter hinten das Bild, welches das der rechten Seite hier zeigt. Die Urnierenkanälchen sind hier in erster Linie sehr viel kürzer, nur etwa halb so lang als weiter vorn (vgl. Fig. 4 *a* mit 3 *a*), und ferner ist die laterale Wand fast doppelt so dick als dort. Von einer medialen Wand kann eigentlich kaum gesprochen werden; es kann höchstens jener sehr kurzen Strecke der medialen Wand, die sich dem Interrenalkörper (*ir*) unmittelbar anschließt, ein epithelialer Bau zuerkannt werden. Im Übrigen wird die mediale Wand vom Sklerotom gebildet. Die laterale Wand des Kanälchens ist an ihrem Ende medialwärts umgeschlagen, ganz so, wie wir das früher gesehen haben (vgl. Figg. 1 *d*, 2 und 3 *b*). An der Umschlagsstelle finden sich wieder in der Wand Theilungsfiguren, die in der Richtung, in welcher der Umschlag erfolgt, gestellt sind. Geht man in der Serie weiter nach hinten, so nimmt, wie gesagt, das Urnierenkanälchen der linken Seite zunächst das Aussehen an, das das der rechten Seite auf dem abgebildeten Schnitte zeigt. Es ist also hier die hintere Wand des Urnierentrichters getroffen. Noch weiter hinten giebt das linke Urnierenkanälchen das Bild der Fig. 4 *b*. Hier kann eigentlich nur von einer lateralen oder richtiger ventralen, nicht aber auch von einer medialen oder dorsalen Wand gesprochen werden; denn die dorsale Wand wird eigentlich ganz vom Sklerotom beigestellt. — Die ventrale Wand ist an den Rändern aufgekrämpelt, so dass sie eine tiefe Furche bildet, deren Abschluss zum Kanal durch das Sklerotom geschieht. An dem lateralen Seitenrande der ventralen Wand ist wieder eine Theilungsfigur sichtbar, wie denn überhaupt diese Wand an ihren Rändern eine besondere Wachsthumsenergie zu besitzen scheint. Jedenfalls ist es im hohen Grade auffallend, wie viele Theilungsfiguren man gerade in den Rändern dieser Epithelplatte zu dieser Zeit antrifft. — Geht man in der Serie noch weiter nach hinten, so sieht man die ventrale Wand des Urnieren-

kanälchens mit dem Myotom in Verbindung treten. — Ähnlich wie das eben geschilderte sind weitaus die meisten Urnierenkanälchen dieses Embryo beschaffen.

Die Bilder, welche die hintersten Kanälchen geben, sind davon nur in ganz untergeordneten Punkten verschieden. In Fig. 5 *a* und *b* habe ich zwei Schnitte durch das 29. Urnierenkanälchen der linken Seite gezeichnet. Das Bild der Fig. 5 *a* entspricht dem der Fig. 4 *a*, nur ist der Umschlag der lateralen Wand noch deutlicher. Auch hier sind wieder sehr charakteristisch gestellte Theilungsfiguren zu sehen. Fig. 5 *b* zeigt die Verbindung der lateralen oder ventralen Wand des Urnierenkanälchens mit der Cutislamelle des Urwirbels. — Dieses Urnierenkanälchen liegt schon neben dem Vorderende der Kloake.

Bei den drei letzten Urnierenkanälchen ist das Verhalten wieder ein etwas anderes. Im 41. Segment wird nämlich die Leibeshöhle undeutlich und im 42. verschwindet sie. In diesem Segment liegt aber das 34. Urnierenkanälchen. Dieses und die beiden letzten können also keine Trichter mehr besitzen, welche die Verbindung mit der Leibeshöhle vermitteln könnten. Die Anlagen der letzten Urnierenkanälchen stoßen also dorsal und ventral an Bindegewebe: dorsal an das Sklerotom, ventral an das ziemlich dichte embryonale Bindegewebe, in welches sich die Seitenplatten dieser Gegend umgewandelt haben. So lange man die Urnierenkanälchen als Einstülpungen der Leibeshöhlenwand entstehen ließ, hätte man die Thatsache, dass hier, wo es keine Leibeshöhle mehr giebt, noch Urnierenkanälchen entstehen, in keiner Weise zu erklären vermocht. Nun aber wissen wir, dass die Urnierenkanälchen Produkte der ventralen Abschnitte der Urwirbel sind, und begreifen daher ganz wohl, dass sie sich auch dort noch bilden können, wo keine Leibeshöhle mehr vorhanden ist. Immerhin muss aber der Mangel der Leibeshöhle die Bilder, die die Urnierenkanälchen auf Querschnitten geben, etwas modificiren.

Alles in Allem sind also bei diesem Embryo 36 Urnierenkanälchen vorhanden; das erste davon liegt im 9., das letzte im 44. Segment. Die letzten beiden sind aber im höchsten Grade rudimentär, namentlich das letzte, das kaum mehr deutlich abzugrenzen ist und schon an der Seite des postanalen Darmes liegt.

Ganz eben so wie bei diesem Embryo mit ungefähr 78 Urwirbeln ist auch bei einem Embryo mit 74 Urwirbeln im Bereiche der

Anlagen der drei letzten Urnierenkanälchen keine Leibeshöhle mehr vorhanden.

Ich will bei dieser Gelegenheit erwähnen, dass es zwar im Schwanze gerade so wie im Rumpfe zu einer Differenzirung des Mesoderms in Urwirbel und Seitenplatten kommt, dass aber die Seitenplatten keine Höhle umschließen; wenigstens ist eine solche selbst in den frühesten Stadien der Schwanzbildung höchstens dadurch angedeutet, dass die Zellen der Seitenplatten zu zwei, nicht immer ganz deutlich geschiedenen Lagen angeordnet sind. Die Seitenplatten des Schwanzes unterscheiden sich aber auch dadurch von jenen des Rumpfes, dass sie an der ventralen Seite des postanalen Darmes in einander übergehen, und endlich noch dadurch, dass sie sich ganz und gar in Bindegewebe umbilden. —

Der jüngste meiner Pristiurusembryonen, bei dem die Verbindung der Urnierenkanälchen mit den Urwirbeln vollständig gelöst war, hatte ungefähr 83 Urwirbel. Der erste, eben noch merkbare Rest einer Urwirbelkommunikation lag im sechsten Segment. Die zweite Urwirbelkommunikation war besser erhalten; an der Stelle, wo sie sich mit der Wand der Leibeshöhle verband, fand sich eine kleine trichterförmige Vertiefung. Die Urwirbelkommunikation des achten Segmentes war zu einem kleinen Säckchen umgebildet, dessen Wände so beschaffen waren, wie die Wände eines Urnierenkanälchens und das sich nur durch seine geringere Größe von einem gewöhnlichen Urnierenkanälchen unterschied. Wir können daher nicht darüber im Zweifel sein, dass wir es hier mit dem ersten, allerdings rudimentären Urnierenkanälchen zu thun haben. Vom neunten Segment an waren die Urnierenkanälchen gut entwickelt. Im Ganzen zählte ich an diesem Embryo 34 Urnierenkanälchen, die streng metamerisch angeordnet waren; nur das letzte zeigte gar keine Beziehung mehr zur Leibeshöhle.

Von dem vorderen Theil der linken Urniere und von der linken Vorniere dieses Embryo habe ich wieder ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 4 *A* und *B* abgebildet. In der Ansicht von der dorsalen Seite (4 *A*) sieht man, wie sich die Urnierenkanälchen über die Vorniere und den Vornierengang hinüberlegen. Das erste unterscheidet sich durch seine geringe Größe auffallend von den übrigen. In einiger Entfernung von ihm, ganz am Vorderende des Modells, ist der Rest der Urwirbelkommunikation des siebenten Segmentes zu sehen. In der Ansicht von der ventralen Seite (4 *B*) sieht man, dass der erste Urnierentrichter medial

vom Hinterende des ersten Vornierenostiums, der zweite unmittelbar nach innen vom zweiten Vornierenostium gelegen ist. Die Vorniere nimmt also bei diesem Embryo eine andere Lage zum proximalen Theil der Urniere ein als beim Embryo mit 78 Urwirbeln. Hier war der erste Urnierentrichter (*uc*$_{I}$) medial vom zweiten Vornierenostium (O^{II}), beim Embryo mit 83 Urwirbeln ist er dagegen medial vom ersten Vornierenostium gelegen. Diese Differenz wird daraus verständlich, dass beim Embryo mit 83 Urwirbeln die achte, beim Embryo mit 78 Urwirbeln die neunte Urwirbelkommunikation zum ersten Urnierenkanälchen umgebildet ist. In anderer Weise lässt sich diese Differenz nicht erklären; denn es liegt nicht nur kein Grund zur Annahme vor, dass eines der vordersten Mesodermsegmente zu Grunde gegangen oder ausgefallen sei, sondern es würde selbst bei einer solchen Annahme die Lagebeziehung der Vorniere zur Urniere unverständlich bleiben. Die Schwierigkeit, die sich daraus ergiebt, dass der Rest der Urwirbelkommunikation des siebenten Segmentes nicht, wie beim Embryo mit 78 Urwirbeln, lateral, sondern medial oder doch nahezu medial gelegen ist, kann kaum in Betracht kommen, da von jetzt an die Reste der Urwirbelkommunikationen, welche proximal von der Urniere liegen, durchwegs gegen die Radix mesenterii verschoben erscheinen. Auch der Rest der Urwirbelkommunikation des sechsten Segmentes des Embryo mit 83 Urwirbeln liegt eher medial als lateral. Dieser Embryo zeigt also in Beziehung auf den Beginn seiner Urniere ein singuläres Verhalten, aber ein Verhalten, das, wie wir sehen werden, für die allgemeine Auffassung der Urniere der Selachier von großer Wichtigkeit ist.

Der feinere Bau der Urnierenkanälchen dieses Embryo ist ungemein lehrreich. Schnitte, welche dem der Fig. 4 *b* des nächst jüngeren Embryo entsprechen, zeigen die Urnierenkanälchen fast allseitig geschlossen; man kann einen solchen Querschnitt eines Urnierenkanälchens vielleicht am besten mit einem Ringe vergleichen, aus dem an einer Stelle ein Stück ausgebrochen ist; dort, wo sich die Lücke befindet, wird der Abschluss vom Sklerotom gebildet. Dieses betheiligt sich also jetzt nur mehr in sehr beschränktem Maße an der Zusammensetzung der Wände des Kanälchens. Davon, dass einzelne Zellen des Sklerotoms zu Epithelzellen werden, die sich den Rändern der Epithelplatte des Urnierenkanälchens anschließen, und dass also auf diese Weise die Lücke in der Epithelwand allmählich geschlossen würde, kann gar keine Rede sein; vielmehr

biegen sich, wie wir schon gesehen haben, die Ränder der ventralen Wand der Urnierenkanälchen mehr und mehr auf, während gleichzeitig eine rege Zellvermehrung an diesen Rändern stattfindet; durch diese beiden Processe kommt es allmählich zur Ausbildung einer allseitig geschlossenen epithelialen Wand der Kanälchen.

Es war mir nun von Interesse, zu erfahren, wie sich in Bezug auf den Beginn der Urniere ein anderer, ungefähr gleichaltriger Embryo, ein solcher mit 87 Urwirbeln, verhielt. Bei diesem fand ich die erste Andeutung einer Urwirbelkommunikation im siebenten Segment; deutlicher war die nächstfolgende; hier war wieder an der dorsalen Wand der Leibeshöhle an der Stelle, wo der Rest der Urwirbelkommunikation mit ihr in Verbindung trat, eine kleine trichterförmige Grube bemerkbar. Das erste, allerdings kleine, aber ganz deutliche Urnierenkanälchen lag im neunten Segment, das letzte im 41. Der Embryo besaß also im Ganzen 33 Urnierenkanälchen, demnach um eines weniger als der Embryo mit 83 Urwirbeln. Die Urniere reichte um ein Segment weniger weit nach vorn, endigte aber in demselben Segment wie bei diesem Embryo. Sie reichte aber um drei Segmente weniger weit nach hinten als beim Embryo mit 78 Urwirbeln; vorn dagegen begann sie, wie bei diesem und den meisten Embryonen, im neunten Segment. — Die Urnierenkanälchen waren vollständig abgeschlossen, mit anderen Worten, sie hatten überall epitheliale Wände; wenigstens war auf den Querschnitten nirgends mehr eine deutliche Lücke erkennbar.

Bei einem Embryo mit ungefähr 94 Urwirbeln lag das erste Urnierenkanälchen an der hinteren Grenze des neunten Segmentes, das zweite an der hinteren Grenze des zehnten, das dritte in der Mitte des elften und die folgenden in oder sogar etwas vor der Mitte der Segmente, zu denen sie gehörten. Im Ganzen waren 33 Urnierenkanälchen vorhanden. Ich möchte noch hinzufügen, dass mir dieser Embryo Anfangs dadurch einige Schwierigkeiten machte, dass ich das erste Myotom nicht auffinden konnte. Erst als ich die älteren Embryonen untersucht und hier überall noch das erste Myotom erhalten gefunden hatte, untersuchte ich den Embryo noch einmal und fand jetzt doch einen, allerdings nur auf einige wenige Muskelfasern beschränkten Rest des ersten Myotoms. Wenn ich dies erwähne, so geschieht es desshalb, weil es lehrt, wie vorsichtig man in der Beurtheilung scheinbar abnormer Fälle sein muss.

Ein Embryo mit ungefähr 95 Urwirbeln war, obwohl er nach meiner Zählung um einen Urwirbel mehr hatte als der vorige, doch

in mancher Hinsicht weniger weit entwickelt. So war das erste Myotom besser erhalten, ferner hatte die Vorniere auf der linken Seite noch zwei Ostien und drittens war die Keimdrüsenfalte niedriger als beim Embryo mit 94 Urwirbeln. Das erste, in hohem Grade rudimentäre Urnierenkanälchen lag im neunten Segmente. Im Ganzen zählte ich an dem Embryo 35 Urnierenkanälchen, von denen jedoch das letzte vom vorletzten ziemlich weit getrennt und im höchsten Grade rudimentär war. — Das Plattenmodell (Taf. XVI Fig. 5 *A*) zeigt den Rest der Urwirbelkommunikation des achten Segmentes und vier Urnierenkanälchen, die von vorn nach hinten an Größe zunehmen. Das erste mündet medial vom zweiten Vornierenostium in die Leibeshöhle, also an derselben Stelle, wie in dem Fall Fig. 3 *B* und wie auch bei den Embryonen mit 87 und 94 Urwirbeln.

Der nächste Embryo, dessen Urwirbelzahl mindestens 100, aber keinesfalls viel mehr betrug, bot der Beurtheilung einige Schwierigkeiten, die sich daraus ergaben, dass er sich bei der Fixirung in dorso-ventraler Richtung stark zusammengekrümmt hatte. Die stärkste Krümmung lag ungefähr zwischen siebentem und zwölftem Segment. Das erste Myotom war ziemlich gut erhalten. Das erste, sicher als solches zu erkennende Urnierenkanälchen, lag im neunten Segment. Jedoch fand sich im achten Segment auf der linken Seite ein Gebilde, das möglicherweise als ein allerdings höchst rudimentäres Urnierenkanälchen aufzufassen sein mochte. Eine sichere Entscheidung ließ sich in Anbetracht des erwähnten Übelstandes nicht treffen. Jedes Urnierenkanälchen führte nach kurzem Verlaufe in eine kleine bläschenförmige Erweiterung, die sich dem Vornierengange von oben her auflagerte und seine dorsale Wand etwas eindrückte. Von diesem Bläschen ging ein kurzer Fortsatz nach unten, der in den vordersten Segmenten mit dem Vornierengang in Verbindung trat. Weiter hinten hatte sich noch keine solche Verbindung ausgebildet. Die beiden letzten Urnierenkanälchen waren wieder im höchsten Grade rudimentär, namentlich das letzte, das durch einen beträchtlichen Zwischenraum vom vorletzten getrennt war. Die Gesammtzahl der Urnierenkanälchen betrug 35.

Interessante Verhältnisse bot ein Embryo, der ungefähr 17 mm lang gewesen sei mochte. (Er wurde nicht gemessen; am ersten Kiemenbogen standen vier, am sechsten drei kleine Knötchen.) Hier hatte eine Verschiebung sowohl der Vorniere als der Urniere stattgefunden. Die Vorniere begann im neunten Segment, die Urniere

im zehnten. Das erste Urnierenkanälchen kommunicirte kaum noch mit der Leibeshöhle; bei den darauffolgenden waren aber die Urnierentrichter sehr weit offen. So verhielten sich die Urnierenkanälchen ungefähr bis zum 24. oder 25. Von da an wurden die Urnierentrichter enger und die erste Strecke der Urnierenkanälchen, die von ihnen ausging, zeigte nur ein sehr enges Lumen. In ihrem weiteren Verlaufe führten sie in die erwähnten Bläschen, die alle durch einen kurzen Gang mit dem Vornierengang in Verbindung traten. Damit war der Vornierengang zum Ausführungsgang der Urniere, zum Urnierengang geworden. Wir werden auf diese Verhältnisse im nächsten Kapitel noch ausführlich zurückkommen. — Von dem vorderen Theil der linken Urniere dieses Embryo giebt das auf Taf. XVI Fig. 6 *A* und *B* abgebildete Plattenmodell genaueren Aufschluss. Die Dorsalansicht (6 *A*) zeigt zunächst die schon erwähnte Verengerung des ersten Urnierenkanälchens an seiner Verbindung mit der Wand der Leibeshöhle. Jedes Urnierenkanälchen führt in eine kleine, bläschenförmige Erweiterung, welche, wenn sie auch nicht so groß ist wie in der hinteren Körperhälfte, doch immerhin als ein besonderer Abschnitt des Urnierenkanälchens erscheint. Von hier aus führt die letzte Strecke des Kanälchens nach hinten und unten zum Vornieren- oder jetzt richtiger Urnierengang. — Die Ventralansicht (6 *B*) zeigt die Vornierenostien und die Urnierentrichter. Von dem ersten Trichter ist kaum noch eine Spur erhalten. Die Stelle, an der sich das eingeschnürte Kanälchen mit dem Epithel der Leibeshöhle verbindet, liegt medial vom ersten Vornierenostium, was besonders desshalb von Interesse ist, weil es zeigt, dass Vorniere und Urniere, wenn auch nicht ganz, so doch nahezu gleichmäßig nach hinten verschoben sind. — Die Zahl der Urnierenkanälchen dieses Embryo betrug wieder 36; die beiden letzten waren, wie in den früheren Fällen, im höchsten Grade rudimentär.

Das sind die Thatsachen, welche ich über die erste Entwicklung der Urniere mitzutheilen habe. —

Jeder, der die Entwicklungsgeschichte nicht bloß aus Büchern kennt, weiß, wie schwer es ist, den Zeitpunkt des Beginns der Entwicklung eines Organs genau festzustellen. Diese Schwierigkeit habe ich bei der Untersuchung der Entwicklung der Urniere ganz besonders lebhaft empfunden[1]. Will man den Beginn der Entwicklung

[1] Auch VAN WIJHE erwähnt diese Schwierigkeit (pag. 497).

in das Stadium verlegen, in welchem sich die Urnierenkanälchen von den Urwirbeln ablösen und dadurch jenen Grad von Selbständigkeit erwerben, der sie auch fernerhin charakterisirt, so muss man als erstes Stadium ihrer Entwicklung jenes bezeichnen, in welchem die Embryonen etwa 80 Urwirbel besitzen. Will man dagegen, was ich für richtiger halte, den Beginn der Entwicklung in jenes Stadium verlegen, in welchem sich die ersten Spuren der Veränderungen, welche zur Bildung der Urnierenkanälchen führen, bemerkbar machen, so muss man als jüngstes Stadium dasjenige bezeichnen, in welchem die Embryonen 62—63 Urwirbel besitzen. Dieses Stadium liegt schon jenseits des Höhestadiums der Entwicklung der Vorniere und wir können daher sagen, dass sich bei den Selachiern die Urniere erst zu bilden beginnt, nachdem die Vorniere bereits begonnen hat einer rückschreitenden Metamorphose anheimzufallen. Dies gilt indessen gewiss nicht für alle Wirbelthiere; vielmehr wissen wir, dass bei den Knochenfischen und Amphibien die Vorniere noch in voller funktioneller Thätigkeit steht, lange nachdem sich die Urniere zu bilden begonnen hat. Vielleicht dürfen wir sagen, dass bei jenen Formen, bei welchen die Vorniere rudimentär ist, also bei den Selachiern und Amnioten, die Urniere sich erst dann zu bilden beginnt, wenn die Vorniere das Höhestadium ihrer Ausbildung schon überschritten hat, bei jenen dagegen, bei welchen die Vorniere zu funktioneller Thätigkeit gelangt und im Haushalte der Larven oder Embryonen eine wichtige Rolle spielt, die Vorniere sich erst dann rückbildet, wenn die Urniere im Stande ist, nicht bloß ihre Funktion voll und ganz zu übernehmen, sondern auch die Stickstoffausscheidung des Körpers besser zu besorgen, als es die Vorniere zu thun vermag.

Die Thatsache, dass sich bei den Wirbelthieren mehrere harnbereitende Organe der Reihe nach ablösen, gehört zu den merkwürdigsten Erscheinungen der ganzen Entwicklungsgeschichte. Sie verliert dadurch nicht an Interesse, dass wir einer ganz ähnlichen Erscheinung auch bei einigen Wirbellosen begegnen. So ist es seit Langem bekannt, dass bei den Gastropoden und Lamellibranchiaten lange vor der Entwicklung der bleibenden Niere sogenannte Urnieren zur Ausbildung kommen. Dass diese Urnieren, die mit den Kopfnieren der Annelidenlarven verglichen werden und, wie diese, im Trochophorastadium auftreten, nichts mit den Vornieren oder Urnieren der Wirbelthiere zu thun haben, braucht in Anbetracht des Umstandes,

dass das Trochophorastadium mit keinem Stadium der Wirbelthierentwicklung vergleichbar ist, nicht näher aus einander gesetzt zu werden. Es ist aber von Interesse zu sehen, dass auch bei diesen Formen die Urnieren verschiedene Grade der Ausbildung zeigen. Bei den Süßwasserpulmonaten sind und bleiben sie rudimentär; bei den Landpulmonaten dagegen erreichen sie einen ziemlich hohen Grad der Ausbildung und treten, wie man aus den Harnsäurekonkrementen in ihren Zellen schließen darf, in funktionelle Thätigkeit. Was der Grund dieser Verschiedenheit ist, lässt sich schwer sagen; vielleicht dürfen wir auch hier die äußeren Entwicklungsbedingungen verantwortlich machen.

Sehr interessante Resultate erhält man, wenn man eine gut entwickelte funktionirende Vorniere mit einer Urniere und diese mit einer Nachniere vergleicht. An einem und demselben Thier kann man allerdings diesen Vergleich nicht anstellen, da bei keinem Anamnier eine Nachniere und bei keinem Amnioten eine funktionirende Vorniere zur Ausbildung kommt. Wenn man aber z. B. an einer Larve von Triton taeniatus, bei welcher Vorniere und Urniere ungefähr gleich gut entwickelt sind, beide mit einander vergleicht, oder wenn man die Vorniere einer Larve mit der Beckenniere eines Erwachsenen vergleicht, so findet man, dass der Durchmesser des Glomerulus der Vorniere ungefähr doppelt so groß ist als der Durchmesser eines Glomerulus der Urniere und dass der Durchmesser eines Vornierenkanälchens mindestens um ein Drittel größer ist als der eines mittelweiten Urnierenkanälchens. Ähnliche Resultate ergiebt ein Vergleich der Urniere eines 17 mm langen Kaninchenembryo oder eines älteren Schweineembryo mit der bleibenden Niere eines erwachsenen Kaninchens oder Schweines. Der Durchmesser eines Urnierenglomerulus ist mindestens doppelt so groß als der eines Nierenglomerulus, und der Durchmesser eines Urnierenkanälchens ist fast dreimal so groß als der eines Tubulus contortus der bleibenden Niere. Wir sehen also, dass sowohl die Glomeruli als die Harnkanälchen von der Vorniere zur Urniere und von dieser zur Nachniere an Größe abnehmen.

Diese Thatsache muss doch wohl eine physiologische Bedeutung haben. Nun kann es keinem Zweifel unterliegen, dass ein großer Glomerulus bei sonst gleichem Bau mehr leistet als ein kleiner. Aber eben so wenig kann es zweifelhaft sein, dass mehrere kleine Glomeruli, deren Gesammtvolum dem eines großen gleich ist, mehr leisten als dieser; denn sie besitzen bei gleichem Gesammtvolum

eine sehr viel größere Oberfläche. Wir finden nun, dass zwar die Größe der Glomeruli von der Vorniere zur Urniere und von dieser zur Nachniere abnimmt, dass aber andererseits ihre Zahl außerordentlich zunimmt. Die Vorniere besitzt jederseits nur einen einzigen oder vielleicht in einzelnen Fällen einige wenige Glomeruli. Sehr viel größer ist die Zahl der Glomeruli der Urniere; immerhin ist sie aber nicht so groß, dass man sie nicht mit einiger Mühe feststellen könnte. Die Glomeruli der Nachniere genau zu zählen, dürfte sich aber wohl kaum Jemand entschließen können. — Ganz Ähnliches ergiebt ein Vergleich der Harnkanälchen. Ein Kanälchen von größerer Weite wird bei gleicher Länge und auch im Übrigen gleichem Bau mehr leisten als ein enges, weil es eine größere secernirende Oberfläche hat. Aber eine größere Anzahl enger Kanälchen, deren Gesammtquerschnitt gleich ist dem eines großen, wird mehr leisten als dieses. Und nun sehen wir, dass die Weite der Kanälchen zwar abnimmt, ihre Zahl dagegen zu. Die Vorniere eines Petromyzon oder einer jungen Triton- oder Necturuslarve oder eines eben ausgeschlüpften Störs oder Lepidosteus oder endlich einer jungen Forelle besteht nur aus einigen wenigen Schläuchen, deren Windungen ziemlich locker neben einander liegen. Außerordentlich viel größer ist die Zahl der Harnkanälchen einer Urniere; auch liegen sie hier sehr viel dichter neben einander. In der Nachniere endlich ist die Zahl der Harnkanälchen fast ins Ungeheure gestiegen und ihre Windungen sind so dicht und eng durch einander geschoben, dass eine möglichst vollständige Raumerfüllung eintritt. So lehrt also ein Vergleich zwischen Vorniere, Urniere und Nachniere, dass zwar die Größe der Glomeruli und die Weite der Harnkanälchen allmählich abnimmt, dass dagegen die Zahl beider außerordentlich zunimmt. Mit dieser Zunahme der Zahl und Abnahme der Größe muss aber die Funktionsfähigkeit steigen. Dazu kommt noch, dass sich die drei Formen von Nieren nicht bloß in den gröberen Struktureigenthümlichkeiten, in der Größe und Zahl ihrer Glomeruli und Harnkanälchen, von einander unterscheiden, sondern dass sich auch in dem feineren Bau des Epithels der Kanälchen wichtige Unterschiede bemerkbar machen. Zwar stimmen die Epithelien der Harnkanälchen der Hauptsache nach überall mit einander überein; sie lassen sowohl in der Vorniere als in der Urniere und der Nachniere als Ausdruck einer Differenzirung der Filarmasse ihres Zellleibes eine vertikale Streifung erkennen; aber die relative Höhe der Zellen, d. h. ihre Höhe im Vergleich mit dem Durchmesser der Kanälchen,

nimmt von der Vorniere zur Urniere und von dieser zur Nachniere allmählich zu. Am niedrigsten sind sie in der Vorniere, am höchsten in der Nachniere. Auch diese Erscheinung können wir kaum anders als im Sinn einer physiologischen Vervollkommnung deuten[1].

So dürfen wir schon einzig und allein auf Grund der anatomischen Thatsachen den Schluss ziehen, dass der Funktionswerth der Vorniere ein geringerer als der der Urniere und dieser ein geringerer als der der Nachniere ist. Eine Vorniere von bestimmter Größe wird in einer gegebenen Zeit weniger Harn secerniren, als ein Stück Urniere von der gleichen Größe, und dieses wieder weniger, als ein gleich großes Stück einer Nachniere. Umgekehrt wird ein relativ kleines Stück einer Nachniere in einer gegebenen Zeit eben so viel Harn secerniren, als ein sehr viel größeres Stück einer Urniere und dieses wieder eben so viel, als ein sehr viel größeres Stück einer Vorniere. Es wird also die Sekretionsgeschwindigkeit von der Vorniere zur Urniere und von dieser zur Nachniere steigen.

Nun wissen wir, dass jede Vervollkommnung der Organisation

[1] Über die Zahl und Größe der Glomeruli und Harnkanälchen und über den feineren Bau der letzteren liegen begreiflicherweise sehr zahlreiche Angaben vor. So bemerkt z. B. v. Mihálkowicz, dass beim Huhn »die Malpighischen Körperchen (der Urniere) sehr groß sind, verhältnismäßig größer als in der Niere«; die Zahl der Urnierenkanälchen des Huhnes schätzt er auf 700—800; ferner hebt er die »excessive Größe« der Malpighi'schen Körperchen der Säugethiere und des Menschen hervor. Die Zahl der Glomeruli der Nachniere der Säugethiere wurde zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden hoch veranschlagt; so schätzte sie Huschke auf mehr als zwei Millionen, Schweigger-Seidel auf rund 500 000, während sie die neuesten Untersucher, Miller und Carlton, bei der Katze wohl richtiger auf ungefähr 16 000 berechnen. Diese Angaben lehren, wie schwierig eine richtige Schätzung ist; sie zeigen aber doch, dass die Zahl eine sehr große ist. (Vgl. darüber u. A. G. v. Mihálkowicz. Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internat. Monatsschr. für Anatomie und Histologie. Bd. II. 1885; F. Schweigger-Seidel, Die Nieren des Menschen und der Säugethiere. Halle 1865; W. S. Miller und E. P. Carlton, The relation of the cortex of the cat's kidney to the volum of the kidney, and an estimation of the number of glomeruli. Transact. of the Wisconsin Academy of sciences, arts and letters. Vol. X. 1895; ferner W. Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie; Hermann Vierordt, Daten und Tabellen. 2. Aufl. 1893 etc.) Meine Angaben beziehen sich durchwegs auf eigene Beobachtungen. Ich habe die Glomeruli und Harnkanälchen verschiedener Thiere bei gleicher Vergrößerung neben einander gezeichnet und die Skizzen mit einander verglichen. Ich habe es absichtlich vermieden, absolute Maßangaben zu machen. Es ist selbstverständlich, dass man nicht die Glomeruli und Harnkanälchen einer schon in Degeneration begriffenen Urniere mit den gleichnamigen Gebilden einer funktionirenden Nachniere vergleichen darf u. dgl. m.

mit einer Vermehrung des Stoffwechsels einhergeht und dass die Lebhaftigkeit des Stoffwechsels in der Menge des ausgeschiedenen Stickstoffes zum Ausdrucke kommt. Zweimal hat sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Wirbelthiere ein Wechsel der harnbereitenden Organe vollzogen: das erste Mal auf dem Wege von den Acraniern zu den Cranioten, das zweite Mal auf dem Wege von den Anamniern zu den Amnioten; beide Male also gerade dort, wo die Gesammtorganisation des Körpers die mächtigste Umgestaltung und Weiterbildung erfuhr und wo dem entsprechend auch die Lebhaftigkeit des Stoffwechsels eine beträchtliche Steigerung erfahren musste.

Nun ist eine sprunghafte Entwicklung morphologisch undenkbar, weil sie physiologisch unmöglich ist. Die Entwicklung konnte das eine Mal einen rascheren, das andere Mal einen langsameren Schritt gehen, aber nie konnte ein Organ plötzlich, mit einem Schlage, in die Erscheinung treten oder einem anderen Platz machen. Wenn ein Organ berufen war, im Laufe der Phylogenese ein anderes zu ersetzen, so konnte dies nur in der Weise geschehen, dass es Anfangs ein Hilfsorgan des älteren darstellte, und dieses in demselben Maße, als es selbst eine Weiterbildung und Vervollkommnung erfuhr, verdrängte. So konnte auch die Urniere nicht erst dann entstehen, als die Vorniere schon in Degeneration begriffen war, sondern sie musste entstehen, als die Vorniere auf dem Höhestadium ihrer Entwicklung stand, aber für sich allein nicht mehr im Stande war, dem gesteigerten Stickstoffumsatz gerecht zu werden. Und das Gleiche gilt auch von dem Wechselverhältnis zwischen Urniere und Nachniere. So lehrt schon eine einfache Überlegung, dass die Entwicklung des uropoëtischen Systems der Selachier unmöglich das getreue Abbild seiner phylogenetischen Entwicklung sein kann. Bei den Selachiern beginnt sich, wie wir gesehen haben, die Urniere erst zu bilden, wenn die Vorniere bereits das Höhestadium ihrer Ausbildung überschritten hat. Die Inkongruenz zwischen ontogenetischer und phylogenetischer Entwicklung haben wir aber nicht darin zu suchen, dass die Urniere zu spät auftritt, als vielmehr darin, dass sich die Vorniere zu früh rückbildet. Die Faktoren, welche für diese frühzeitige Rückbildung maßgebend waren, wurden im zweiten Kapitel besprochen.

Von diesen Gesichtspunkten bietet ein Vergleich zwischen der Entwicklung der Vorniere und der Urniere ein doppeltes Interesse. Wie wir gesehen haben, gehen beide aus den ventralen Theilen der

Urwirbel, den Urwirbelkommunikationen, hervor. Nun erfährt aber, wie ich schon im ersten Theile der »Theorie des Mesoderms« gezeigt habe, die ventrale Grenze der Urwirbel im Laufe der Entwicklung eine Verschiebung in dorsaler Richtung. Bei einem Embryo mit 14 Urwirbeln liegt sie tief unter dem Niveau der dorsalen Darmwand; auch bei einem Embryo mit 26—27 Urwirbeln, bei welchem die Vorniere in der ersten Bildung begriffen ist, hat sie das Niveau der dorsalen Darmwand noch nicht erreicht; sie liegt unmittelbar ventral von der Stelle, an welcher sich die Vorniere bildet; bei einem Embryo mit 35 Urwirbeln liegt sie ungefähr in gleicher Höhe mit der dorsalen Darmwand; bei einem Embryo mit 45 Urwirbeln liegt sie im Niveau der ventralen Wand der Aorta. Damit ist ein gewisser Stillstand in der Verschiebung der ventralen Urwirbelgrenze eingetreten. Bei Embryonen mit 62—63 Urwirbeln, also gerade in dem Stadium, in welches wir die erste Anlage der Urnierenkanälchen verlegen müssen, beginnt sich der laterale Theil des Urwirbels, die Hautmuskelplatte oder das Myotom, ventralwärts zu senken und zwischen Ektoderm und parietaler Seitenplatte vorzuwachsen. Dieser Process schreitet dann immer weiter und weiter und führt schließlich dahin, dass sich die Myotome der rechten und linken Körperhälfte in der Mitte der ventralen Bauchwand begegnen und hier nur durch das longitudinale ventrale Muskelseptum von einander geschieden werden.

Zur Zeit, als sich die Urnierenkanälchen zu bilden beginnen, hat sich die ventrale Urwirbelgrenze so weit dorsalwärts verschoben, dass die Vornierenostien nicht mehr in die Urwirbelhöhlen, sondern in die Leibeshöhle münden. Vornieren- und Urnierenkanälchen gehen also aus den jeweilig am meisten ventral gelegenen Theilen der Urwirbel hervor; zugleich aber leitet sich die Vorniere von einem mehr ventral gelegenen Theile des Mesoderms ab als die Urniere. Damit ist also ein gemeinsamer, zugleich aber auch ein unterscheidender Charakter in der Entwicklung der beiden Organe gegeben. — Dass sich an der Bildung der Vorniere ausschließlich die laterale Lamelle des Urwirbels betheiligt, indem sie in einer Reihe auf einander folgender Segmente Ausstülpungen hervortreibt, hat zuerst VAN WIJHE mit allem Nachdrucke betont. Dass die Urnierenkanälchen nicht, wie man bis dahin glaubte, aus einer Serie von Peritonealausstülpungen, sondern aus den einander folgenden Urwirbelkommunikationen hervorgehen, hat zuerst A. SEDGWICK erkannt. So weit sich seine Untersuchungen auf die Selachier beziehen, standen ihm die

Präparate Balfour's zu Gebote und dieser hat sich auch später der Auffassung seines Schülers vollkommen angeschlossen. Bei der Wichtigkeit des Gegenstandes, namentlich aber mit Rücksicht darauf, dass die Untersuchungen van Wijhe's und Rückert's, die gegenwärtig fast ausschließlich citirt werden, in diesem Punkte nichts Neues gebracht haben, will ich die wichtigsten Sätze aus der Arbeit Sedgwick's[1] wörtlich hierher setzen. Sedgwick schreibt: »On examining specimens of young Elasmobranch (Scyllium, Pristiurus, Torpedo) embryos, I found that the passage connecting the general body-cavity with that in the muscle-plates persisted later, than had been described. Its connection with the ventral dilatation of the muscle-plate cavity is carried ventralwards so far as the outer dorsal corner of the segmental duct; so that it appears as a canal opening into the body-cavity just internal to the segmental duct, and thence curling round its dorsal wall to open into the muscle-plate cavity. The ventral outer wall of this passage is formed of large columnar cells, the inner and dorsal wall of much flatter cells, as seen in transverse sections. — At the next stage of development the passage become quite separated from the muscle-plate cavity, and now lies as a blind tube, opening into the body-cavity internal to the segmental duct, its blind outer end being applied to the ventral dilatation of the muscle-plate body-cavity. This blind tube is the commencement of a segmental tube« (pag. 164 und 165). Die Darstellung van Wijhe's unterscheidet sich von dieser schlichten Beschreibung eigentlich nur dadurch, dass sie eine Menge neuer Namen für längst bekannte Begriffe einführt; sie lautet: »Die Höhle jenes Stieles[2] (das Mesocölom) setzt die Höhle des Myotoms (das Myocölom) in Kommunikation mit der Leibeshöhle (dem Metacölom). Wenn nun das Myotom sich von seinem Stiele abschnürt, wird derselbe dadurch umgebildet in ein Blindsäckchen, dessen Hohlraum nur noch mit dem Metacölom kommunicirt. Die Wandung dieses Blindsäckchens besteht also wie diejenige der Leibeshöhle und des Myocöloms aus einem Abschnitt der Somatopleura und der Splanchnopleura. Die Splanchnopleura desselben hat durch Zellproliferation ein Sklerotom geliefert, während die Somatopleura einschichtig geblieben ist und

[1] Adam Sedgwick, Development of the kidney in its relation to the Wolffian body in the chick. Quarterly Journal of microscopical science. New series. Vol. XX. 1880.

[2] Es ist hier die Urwirbelkommunikation gemeint, für welche später auch Laguesse den Ausdruck »pédicule« gebrauchte.

aus viel höheren Zellen besteht« (pag. 489). Am genauesten beschreibt Rückert die Wände der Urwirbelkommunikationen, indem er sagt: »Die viscerale Somitenwand erscheint unterhalb der Stelle, an welcher die Zellen des Sklerotoms austreten, verdünnt und aufgelockert, ihre Zellen stehen mit ihrem Längsdurchmesser nicht mehr senkrecht zur Oberfläche des Blattes, sondern liegen der Fläche nach ausgebreitet. Die Veranlassung zu dieser Strukturveränderung mag einmal in der Dehnung des betreffenden Urwirbelabschnittes zu suchen sein, welcher das an der konvexen Seite gelegene viscerale Blatt in stärkerem Maße ausgesetzt sein musste als das parietale; hauptsächlich aber in dem unmittelbar darüber stattfindenden Austritt der Sklerotomelemente« (pag. 252). Die Umbildung der Urwirbelkommunikationen zu den Urnierenkanälchen beschreibt Rückert ganz eben so wie Sedgwick. In seinem Referate über die Entwicklung der Exkretionsorgane vom Jahre 1892 bemerkt Rückert in einem Kapitel, das im Übrigen nur phylogenetischen Spekulationen gewidmet ist, »dass bei dem Auswachsen des Urnierenkanälchens vorzugsweise, vielleicht ausschließlich, das parietale Blatt des Nephrotoms betheiligt ist, während das viscerale in Folge der austretenden Sklerotomelemente stark rareficirt erscheint« (pag. 678). Da nicht gesagt wird, ob und welche neuen Beobachtungen dieser Bemerkung zu Grunde liegen, so glaube ich dieselbe bloß als eine Vermuthung auffassen zu sollen und halte mich an das, was Rückert in seiner Arbeit über die Entwicklung der Exkretionsorgane der Selachier sagt. — Sicher ist, dass weder Rückert noch van Wijhe das Detail der Vorgänge, die sich bei der Umwandlung der Urwirbelkommunikationen zu den Urnierenkanälchen abspielen, beobachtet haben; aber gerade dieses Detail ist für das Verständnis des ganzen Processes von der größten principiellen Wichtigkeit. Ich will zunächst das, was ich auf den vorhergehenden Seiten im Einzelnen geschildert habe, an der Hand einiger schematischer Zeichnungen in Kürze zusammenfassen.

Jede Urwirbelkommunikation lässt Anfangs (vgl. Textfig. 25) auf dem Querschnitte eine mediale, zugleich dorsale und eine laterale, zugleich ventrale Wand unterscheiden. Die laterale Wand ist eine direkte Fortsetzung der Cutislamelle des Urwirbels und besteht wie diese aus einem einschichtigen hohen Cylinderepithel. Die mediale Wand zeigt einen wesentlich anderen Bau; an ihr können wir einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt unterscheiden. Der ventrale Abschnitt besteht aus einem niedrigen, kubischen Epithel und liegt

der Seitenwand der Aorta auf; der dorsale, der sich nach aufwärts bis zum ventralen Rand der Muskellamelle erstreckt, besteht aus dem embryonalen Bindegewebe des Sklerotoms. Später (Fig. 26)

Fig. 25.

Fig. 26.

löst sich der Zusammenhang der Cutislamelle mit der lateralen Wand der Urwirbelkommunikation und diese wächst nun allmählich (vgl. Fig. 26 und 27) dem epithelialen Abschnitt der medialen Wand entgegen. Durch lange Zeit ist also die dorsale Wand eines in Bildung begriffenen Urnierenkanälchens unvollständig, d. h. ein Theil derselben wird von den Zellen des Sklerotoms gebildet. Schließlich aber wird das Sklerotom vollständig ausgeschaltet und das Urnierenkanälchen bekommt dadurch eine allseitig epitheliale Begrenzung. — Nach Ablauf dieses Processes stellt jedes Urnierenkanälchen ein kleines Blindsäckchen dar, dessen offenes Ende als Urnierentrichter in die Leibeshöhle mündet, während der blindgeschlossene Grund sich über den Vornierengang hinüberlegt. Da nun von diesem Grunde aus die ganze Weiterbildung des Urnierenkanälchens erfolgt, derselbe

Fig. 27.

aber aus der lateralen Wand der Urwirbelkommunikation entstanden ist, so ist klar, dass die laterale Lamelle des Mesoderms bei der Entwicklung der Urnierenkanälchen eine ungleich größere Rolle spielt als die mediale; ja, diese betheiligt sich nur in so fern an dem Aufbau der Urnierenkanälchen, als sie die mediale Umrandung der Urnierentrichter liefert.

Dort, wo es keine Leibeshöhle und im Zusammenhange damit auch keine Urnierentrichter mehr giebt, nämlich am Hinterende des Rumpfes und am Anfang des Schwanzes, nimmt daher auch die mediale Lamelle des Mesoderms gar keinen Antheil mehr an der Bildung der Urnierenkanälchen; diese entstehen hier einzig und allein auf Kosten der lateralen Lamelle.

Es würde uns daher auch nicht Wunder nehmen können, wenn bei solchen Thieren, bei welchen es überhaupt nicht zur Bildung von Urnierentrichtern kommt, die mediale Lamelle des Mesoderms von der Bildung der Urnierenkanälchen ganz ausgeschlossen wäre. — Eine andere Thatsache von großer allgemeiner Bedeutung ist die, dass sich Urnierenkanälchen auch im Bereiche der Vorniere bilden. Auf diese Thatsache haben schon Rückert und van Wijhe aufmerksam gemacht; ihre Darstellung schien mir aber nicht so beweisend zu sein, um nicht doch noch einen Zweifel an der Richtigkeit ihrer Deutung aufkommen zu lassen, und dies war einer der Hauptgründe, die mich veranlassten, Plattenmodelle anzufertigen. Diese Modelle haben jeden Zweifel beseitigt und gezeigt, dass die Urniere in der Regel zwei Segmente weit in den Bereich der Vorniere hineinreicht. Die Vorniere entwickelt sich im siebenten, achten, neunten und zehnten Segment; die Urniere beginnt (mit Ausnahme eines einzigen Falles) im neunten Segment. Immer ist das erste Urnierenkanälchen auffallend klein, erheblich kleiner als die folgenden, und man gewinnt dadurch den Eindruck, als sei der vorderste Abschnitt der Urniere im Schwinden begriffen. Dieser Eindruck wird noch durch den Umstand verstärkt, dass ausnahmsweise, wie bei dem Embryo mit 83 Urwirbeln, schon im achten Segment ein Urnierenkanälchen zur Entwicklung kommen kann. Es liegt daher auch die Annahme nahe, dass ursprünglich die Urniere eben so weit nach vorn gereicht habe als die Vorniere.

Dies führt andererseits zur Frage, ob nicht vielleicht auch die Vorniere ursprünglich eine größere Ausdehnung besessen habe und ob sie sich, wie die Urniere, ursprünglich durch den ganzen Rumpf erstreckt habe. Diese Frage ist in neuerer Zeit wiederholt erörtert

worden und es haben sich namentlich Rückert, Semon und Wiedersheim zu Gunsten einer solchen Annahme ausgesprochen. Rückert ist zu derselben durch die Auffassung geleitet worden, dass die Urniere so zu sagen eine vermehrte und verbesserte Auflage der Vorniere sei oder, wie Rückert selbst sich ausdrückt, dass die Urnierenkanälchen »eine zweite, vervollkommnete Generation« der Vornierenkanälchen vorstellen. Ich kann mir bei dieser von Rückert u. A. oft wiederholten Phrase nicht viel denken; meiner Meinung nach muss eine zweite Generation doch wohl von einer ersten abstammen. Man wäre also nur dann berechtigt, die Urnierenkanälchen eine zweite Generation der Vornierenkanälchen zu nennen, wenn sie aus diesen hervorgingen. Dies ist aber, wie Rückert selbst weiß, nicht der Fall, und daher fällt auch seine Phrase in nichts zusammen. Semon findet nun freilich die Auffassung Rückert's ganz zutreffend und meint, der Schluss, »dass sich ursprünglich die Vorniere in voller Ausbildung von der Herz- bis zur Kloakengegend erstreckt habe«, folge »direkt« aus der Rückert'schen Auffassung und sei daher auch durchaus berechtigt[1]. Übrigens ändert Semon den Satz Rückert's etwas ab, indem er schreibt: »Die Urniere ist nichts Anderes als eine zweite, dorsal und lateral von den primären Kanälen, den sogenannten Vornierenkanälen, aufgetretene Generation von Exkretionskanälen[2]«. Bald darauf fällt er aber wieder in die Rückert'sche Schreibweise und meint, die Urniere sei eine zweite Generation der Vorniere[3]. — Es geschieht nicht zum ersten Male, dass ein Schlagwort an sich klare Begriffe verwirrt; man setze an die Stelle des Satzes: »Die Urnierenkanälchen sind eine zweite Generation von Vornierenkanälchen« die Worte: »Die Urnierenkanälchen sind eine zweite Serie von Exkretionskanälchen«, und man hat das thatsächliche Verhalten in genügend scharfer Weise zum Ausdrucke gebracht, ohne eine ganz unnöthige und widersinnige Hypothese eingeschmuggelt zu haben.

Semon meint, dass zu Gunsten der Ansicht, die Vorniere habe sich ursprünglich durch den ganzen Rumpf erstreckt, der Umstand spreche, dass sich bei Ichthyophis die Vorniere im Höhestadium

---

[1] R. Semon, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Jena 1891. Separatausgabe. pag. 62.

[2] R. Semon, Über die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere und Nebenniere und ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anat. Anzeiger. V. Jahrg. 1890. pag. 469.

[3] l. p. c. pag. 482.

ihrer Ausbildung über 12—13 Segmente erstreckt, sowie dieselbe hier überhaupt einen Grad der Ausbildung erfährt, welcher weit über Alles bis dahin Bekannte hinausgeht. So interessant die Mittheilungen Semon's sind, so kann ich ihnen doch eine solche Beweiskraft nicht zuerkennen. Die Zahl der Vornierensegmente ist bei den verschiedenen Formen eine sehr verschiedene und sie ist keineswegs bei den niedrigsten Formen am größten, bei den höchsten am geringsten. Sie scheint mit der Organisationshöhe in keiner direkten Beziehung zu stehen; wohl aber dürfte sie innerhalb einer engbegrenzten Gruppe mit der Zahl der Rumpfsegmente in einer gewissen Wechselbeziehung stehen. So treffen wir unter den Selachiern bei den Rajiden, bei welchen die Zahl der Rumpfsegmente eine größere ist, auch eine größere Zahl von Vornierensegmenten als bei den Squaliden. Und das Gleiche ist bei den Amphibien der Fall; es müsste sonderbar zugehen, wenn Ichthyophis mit ihrer großen Zahl von Rumpfsegmenten die gleiche Zahl von Vornierensegmenten wie die Urodelen und Anuren besäße, deren Rumpf aus sehr viel weniger Segmenten besteht. — Auf das Verhalten von Bdellostoma soll gleich näher eingegangen werden.

Wie erwähnt, hat sich auch Wiedersheim[1] der Ansicht angeschlossen, dass sich die Vorniere »einst durch das ganze Cölom hindurch« erstreckt habe. Wiedersheim stützt sich dabei darauf, dass er nicht im Stande war, an den von ihm untersuchten Schildkröten- und Krokodilembryonen irgend eine Grenze zwischen Vorniere und Urniere zu finden. Wie ich später zeigen werde, hat Wiedersheim die Vorniere der Reptilien überhaupt nicht erkannt und sein vermeintlicher Beweis kommt daher ganz in Wegfall.

In jüngster Zeit hat nun Price eine kurze Mittheilung über die Entwicklung von Bdellostoma publicirt, die schon wegen des Untersuchungsobjektes allein der größten Beachtung sicher ist[2]. Price hat gefunden, dass sich das Exkretionssystem bei den jüngsten von ihm untersuchten Embryonen, die immerhin schon mehr als 2 cm lang waren, durch 69 Segmente erstreckte. Er glaubt, dieses Exkretionssystem als Vorniere deuten zu dürfen. Die von ihm mitge-

[1] R. Wiedersheim, Über die Entwicklung des Urogenitalsystems bei Krokodilen und Schildkröten. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.

[2] G. C. Price, Zur Ontogenie eines Myxinoiden (Bdellostoma Stouti Lockington). Aus dem histologischen Laboratorium zu München. Sitzungsberichte der mathem.-physik. Klasse der königl. Akademie der Wissenschaften in München. Bd. XXVI. 1896. Heft 1.

theilten Thatsachen scheinen mir indessen weit davon entfernt zu sein, diese Auffassung zu rechtfertigen. Die von ihm untersuchten Embryonen waren offenbar weit über jene Stadien hinaus, in welchen sich die ersten Vorgänge der Vornierenbildung abspielen. Price scheint überdies nicht im Stande gewesen zu sein, bei älteren Embryonen Vorniere und Urniere von einander zu trennen; nur so kann ich seine Bemerkung verstehen, dass sich Vorniere und Urniere »aus einer in jeder Beziehung gleichartigen und einheitlichen Embryonalanlage differenziren«. Der Verdacht, dass die vermeintliche Vorniere eigentlich eine Urniere sei, scheint mir auch noch durch den Schlusssatz gerechtfertigt zu werden, dass »ein Larvenstadium bei Bdellostoma offenbar nicht existirt und die Entwicklung an diesem meroblastischen Ei direkt« verlaufe. Letztere Thatsache widerspricht Allem, was wir sonst über jene Thierformen wissen, welche eine gut entwickelte Vorniere besitzen. Man möge sich hier nicht auf die Teleostier berufen, die auch meroblastische Eier besitzen und doch eine gut entwickelte Vorniere aufweisen; denn sie verlassen, wenn auch nicht als Larven, so doch in unreifem Zustande das Ei. Von den Embryonen der Myxinoiden ist dies aber nach Allem, was wir jetzt über den Bau ihrer Eier wissen, gar nicht zu erwarten[1].

Ich will mit dem Gesagten keineswegs die Möglichkeit bestreiten, dass sich die Vorniere in alten Zeiten wirklich einmal durch den ganzen Rumpf erstreckt habe, sondern möchte nur vor übereilten phylogenetischen Spekulationen warnen und zeigen, dass unsere bisherigen Erfahrungen zu einem solchen Schlusse noch nicht berechtigen.

In seinem früher erwähnten Referate bemerkt Rückert, dass die Resultate der neueren Untersuchungen über die Entwicklung der Vorniere »eine ziemliche Übereinstimmung« erkennen lassen. Ich weiß

[1] Nachträgliche Bemerkung. Wenige Tage nach Abschluss dieser Arbeit war mir in München durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Price Gelegenheit geboten, einige seiner Präparate von Myxine in Augenschein zu nehmen. Ich kann aber auch jetzt an dem oben Gesagten nichts ändern; ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass die von Price gefundenen Exkretionsorgane nicht die Vornieren, sondern die Urnieren sind. Eine eingehendere Besprechung oder Kritik seiner Befunde halte ich aber, so lange dieselben nicht ausführlich veröffentlicht sind, nicht für angemessen. Selbstverständlich verlieren die Untersuchungen Price's, selbst wenn seine Deutung nicht richtig ist, durchaus nicht an Interesse und Werth.

nicht, worin Rückert diese Übereinstimmung erblickt. Freilich darüber, was man bei den Teleostiern oder Amphibien als Vorniere zu bezeichnen habe, sind die Meinungen nicht getheilt, wohl aber darüber, was bei den Amnioten als solche zu bezeichnen sei. Während die Einen die Vorniere als einen Theil der Urniere beschrieben haben, haben die Anderen umgekehrt den proximalen Theil der Urniere als Vorniere beschrieben. Eine Übereinstimmung der Angaben und Deutungen ist nicht zu erkennen.

Ich will zunächst von der sehr umfangreichen Litteratur über diesen Gegenstand ganz absehen und vor Allem die Frage erörtern, an welcher Stelle man bei den Amnioten die Vorniere zu suchen

Fig. 28.

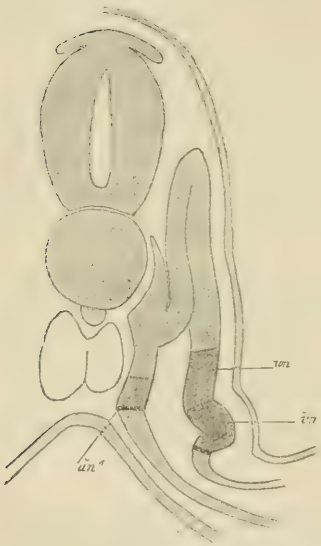
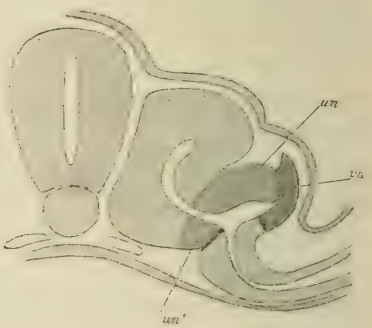


Fig. 29.



hat. Im zweiten Kapitel wurde erwähnt, dass die Vorniere der Amnioten von Hause aus als rudimentäres Organ angelegt wird, und es wurden zugleich die Gründe entwickelt, wesshalb eine gut entwickelte, funktionirende Vorniere hier nicht zur Ausbildung gelangt. Unter den anderen Wirbelthieren besitzen, so viel bekannt, nur die Selachier eine rudimentäre Vorniere, bei allen anderen ist sie gut ausgebildet und durch längere Zeit funktionsfähig. Es eignen sich daher die Selachier in ganz ausgezeichneter Weise zur Beantwortung der Frage, wie eine rudimentäre Vorniere aussieht und wo und wie sie sich entwickelt.

Ich habe in nebenstehender Fig. 28 in einen Querschnitt durch die hintere Hälfte der Vornierengegend eines Pristiurusembryo mit 37 Urwirbeln bei *vn* den Vornierenwulst und bei *un* und *un*^{1} jene Abschnitte des Urwirbels, aus denen sich später ein Urnierenkanälchen entwickelt, mit dunklerer Farbe eingetragen. Die Vorniere bildet also einen ventral an der lateralen Wand der Urwirbelkommunikation gelegenen Wulst, aus welchem nach hinten der Wolff'sche Gang hervorwächst.

In Fig. 29 habe ich einen Querschnitt durch die Mitte eines Embryo von Lacerta agilis mit 11 Urwirbeln gezeichnet; das Bild entspricht nur in so fern nicht genau den thatsächlichen Verhältnissen, als es noch eine Verbindung der Urwirbel mit den Seitenplatten zeigt, während in Wirklichkeit an dem der Figur zu Grunde gelegten Schnitt die Seitenplatten an den mit zwei dicken Strichen angegebenen Stellen von den Urwirbeln abgetrennt sind und hier in einander umbiegen. Die korrespondirenden Abschnitte des Mesoderms dieses Querschnittes und des Querschnittes durch den Pristiurusembryo sind durch die gleichen Farbennuancen kenntlich gemacht. Wir treffen also zunächst, von den Seitenplatten medianwärts vorschreitend, wieder einen Wulst (*vn* Fig. 29), der sich, wie bei Pristiurus, nach hinten in den Wolff'schen Gang fortsetzt, und können nicht darüber im Zweifel sein, dass dieser Wulst dem Vornierenwulst von Pristiurus entspricht und daher auch als solcher zu bezeichnen ist. — Medial vom Vornierenwulst, bei *un*, und ihm gegenüber, bei *un*^{1}, sind die Wände des künftigen Urnierenkanälchens zu sehen. Diese drei Theile zusammengenommen (*un* + *un*^{1} + *vn*) bezeichnet man seit Rathke als »Segmentalbläschen« oder auch als »Urnierenbläschen«, Ausdrücke, die in so fern ganz zutreffend sind, als diese Bläschen in der That segmental angeordnet sind und als aus dem größten Theile ihrer Wand die Urnierenkanälchen hervorgehen; aber man darf dabei nicht vergessen, dass der Wulst, zu dem ihre laterale Wand hervorgewölbt ist, nicht die Anlage der Urniere, sondern die Vorniere ist. — Ich bezeichne also als Vorniere bei den Reptilien den Wulst, der sich in einer bestimmten Anzahl von Segmenten (bei Lacerta vom fünften an) an der lateralen Wand der »Segmentalbläschen« findet. Dieser Wulst muss natürlich, ähnlich wie bei den Selachiern, aus einer bestimmten Zahl von Segmenten bestehen. Die einzelnen Segmente vereinigen sich mit einander zu einem Gang (dem Sammelrohr der Vorniere im Sinne Rückert's) und dieser setzt sich nach hinten in den Wolff'schen

Gang fort, den man, gerade so wie bei den Selachiern, so lange er noch keine Urnierenkanälchen aufgenommen hat, als Vornierengang, sobald diese Verbindung eingetreten ist, als Urnierengang bezeichnen mag.

Die Frage, ob und wie viele Vornierenglomeruli bei den Reptilien zur Ausbildung kommen, bleibt, vor der Hand wenigstens, nur von untergeordnetem Interesse, da wir von den Selachiern her wissen, dass ein Glomerulus nicht zu den nothwendigen Attributen einer rudimentären Vorniere gehört.

Fig. 30.

Während die Fig. 29 nur ganz im Allgemeinen die Beziehungen zwischen Vorniere und Urniere von Lacerta zur Anschauung bringen soll, zeigt uns die Fig. 30 die Vorniere (*vn*) der Blindschleiche in detaillirterer Ausführung[1]. Der Schnitt stammt von einem Embryo mit 15 Urwirbeln; der Vornierenwulst beginnt an der hinteren Grenze des fünften Urwirbels und der abgebildete Schnitt geht ziemlich genau durch die Mitte des siebenten Urwirbels. Irgend eine scharfe Grenze zwischen den einzelnen Bezirken des Urwirbels ist noch nicht zu sehen. Die Seitenplatten sind ventral vom Vornierenwulst vom Urwirbel deutlich abgesetzt und es hat daher Strahl[2] ganz Recht, wenn er von der Eidechse, von der, wie früher erwähnt, das Gleiche gilt, angiebt, »dass die erste Anlage der Segmentalbläschen und des Wolff'schen Ganges in den Urwirbeln zu suchen ist«.

[1] Diese und die folgenden Textfiguren sind leider bei der Reproduktion sehr unvollkommen ausgefallen.

[2] J. Strahl, Über den Wolff'schen Gang und die Segmentalbläschen bei Lacerta. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg. 1886. Nr. 3.

Es ist nun auch nicht schwer, sich auf Grund der im Vorstehenden dargelegten Auffassung in den zahlreichen, über die Entwicklung der Vorniere und Urniere und des Wolff'schen Ganges der Reptilien vorliegenden Angaben zurechtzufinden. Man braucht dabei nur im Auge zu behalten, dass die Anlage der Urniere sich eben so weit nach vorn erstreckt als der Vornierenwulst, und dass es daher sehr leicht geschehen kann, dass man den vordersten Abschnitt der Urniere als Vorniere und den Vornierenwulst einfach als Anlage des Wolff'schen Ganges deutet. Es ist indessen nicht meine Absicht, die gesammte Litteratur über diesen Gegenstand zu besprechen, sondern ich will nur einige besonders wichtige Arbeiten hervorheben; auch sollen die spärlichen Angaben, nach welchen der Wolff'sche Gang aus dem Ektoderm entstehen soll, unberücksichtigt bleiben[1].

Zunächst wird es uns verständlich, dass Braun und Balfour die Existenz einer Vorniere bei den Reptilien in Abrede stellen konnten; sie haben eben den proximalen Abschnitt der Urniere ganz richtig als solchen erkannt und den Vornierenwulst einfach als Anlage des Wolff'schen Ganges gedeutet. — G. v. Mihálkowicz hat in seiner bekannten Arbeit[2] das proximale Ende der Urniere für die Vorniere gehalten; er spricht die Vermuthung aus, dass »bei den Reptilien die zuerst entstehenden proximalen Kanälchen des Exkretionsapparates der Vorniere der Amphibien entsprechen, hauptsächlich darum, weil sie zu einer Zeit mit dem Cölom in Verbindung standen, während das bei den Kanälchen der Urniere nie der Fall

[1] Wie wenig diese Angaben auf eine Berücksichtigung Anspruch erheben können, mögen ein paar Sätze aus einer Abhandlung von J. v. Perényi zeigen (Entwicklung des Amnion, Wolff'schen Ganges und der Allantois bei den Reptilien [Auszug aus dem Ungarischen.] Zoolog. Anzeiger. 1888). Hier heißt es u. A.: »Die Wolff'schen Zellen (!) scheiden sich langsam vom Ektoderm ab, und zwar weder gleichförmig in der Länge des Embryo, noch als dichte, stabförmige Gebilde, sondern ohne Zusammenhang, zerrissen, in Massen von zwei bis vier Zellen, und zwar im Abschnürungswinkel des Ursegmentes in Massen von drei bis vier Zellen, in den Segmentalbläschen in Massen von zwei bis drei Zellen.« Diese ganze Art der Darstellung lässt auf eine höchst oberflächliche Untersuchung schließen. Es thut mir leid, hier auch K. Mitsukuri nennen zu müssen, dessen Mittheilung über den ektodermalen Ursprung des Wolff'schen Ganges in demselben Jahre erschienen ist (The ectoblastic origin of the Wolffian duct in Chelonia. Zoolog. Anzeiger. 1888). Diese kurze »vorläufige Mittheilung« sticht in auffallender Weise von den späteren vortrefflichen Arbeiten dieses Forschers ab.

[2] G. v. Mihálkowicz, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschrift für Anatomie und Histologie. 1885. Bd. II.

ist«. Dass der von v. Mihálkowicz angeführte Grund gar keine Beweiskraft besitzt, braucht heute wohl kaum mehr erwähnt zu werden. — C. K. Hoffmann[1] hat die Anlage der Vorniere von Lacerta in den jüngsten Stadien ganz richtig erkannt, später aber die vordersten Urnierenkanälchen für Vornierenkanälchen gehalten. Man kann ihm ganz beistimmen, wenn er sagt: Die Anlage der Vorniere besteht »aus einer segmentirten Falte oder einer Reihe segmentaler Ausstülpungen der Somatopleura, welche sich dort bildet, wo der Somit in die Seitenplatte übergeht«[2]; auch ist es durchaus richtig, wenn er schreibt: »Bei den Eidechsen entstehen im Bereich der Vorniere ebenfalls Urnierenkanälchen, indem sie nämlich mit dem Pronephros in ähnlicher Weise als die hinterwärts folgenden mit dem Wolff'schen Gang in offene Verbindung treten«[3]. Nun fällt er aber in den oben gerügten Fehler, indem er das Vorderende der Urniere für die weiter ausgebildete Vorniere hält und daher von »Urnierenkanälchen der Vorniere« und »Urnierenkanälchen der Urniere« spricht und angiebt, dass zwischen Vorniere und Urniere keine Grenze zu finden sei. — Am weitesten in dieser fehlerhaften Darstellung ist Wiedersheim[4] gegangen. Er sagt, es sei »einfach unmöglich«, beim Krokodil und der Schildkröte Vorniere und Urniere scharf von einander abzugrenzen. Nichtsdestoweniger scheint es ihm »keinem Zweifel unterliegen zu können«, dass die vordersten Drüsenschläuche des von ihm beschriebenen »embryonalen Exkretionsorgans« einer Vorniere entsprechen. Dafür spreche erstens ihre Lage und zweitens »der rudimentäre Charakter jener Drüsenschläuche, welche offenbar schon auf den Aussterbe-Etat gesetzt sind«. Dass diese Gründe keineswegs maßgebend sein können, liegt klar zu Tage; denn, was erstens die Lage betrifft, so kann diese schon desshalb für die Auffassung nicht bestimmend sein, weil die Urniere genau eben so weit nach vorn reichen kann als die Vorniere; und was zweitens den »rudimentären Charakter« der vordersten Kanälchen betrifft, so kann, wie das Beispiel der Selachier lehrt, auch der vorderste Abschnitt der Urniere rudimentär werden oder aber gleich von Anfang an rudimentär angelegt werden. Wenn ferner Wiedersheim auch auf das Verhalten der Glomeruli Gewicht legt, so kann ich nur nochmals betonen, dass eine rudimentäre Vorniere keinen Glomerulus zu be-

[1] C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLVIII. 1889.

[2] l. c. pag. 264. [3] l. c. pag. 271. [4] l. a. c.

sitzen braucht. Wiedersheim ist nicht im Stande, an seinen Objekten anzugeben, wie weit die Vornierenglomeruli reichen und wo die Urnierenglomeruli beginnen, und es steht nichts der Annahme im Wege, dass alle von ihm nachgewiesenen Glomeruli der Urniere angehören. Die von Wiedersheim untersuchten Embryonen waren weit über das Stadium der Vornierenbildung hinaus (der jüngste Embryo von Crocodilus biporcatus maß 10 mm, der jüngste von Chelonia midas 13 mm), und bei dem Bestreben, auch an ihnen eine Vorniere zu erkennen, konnte leicht eine irrige Deutung der beobachteten Thatsachen entstehen. —

Viel schwieriger ist es, die Angaben über die Vorniere der Vögel unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt zu bringen. Seitdem Balfour und Sedgwick[1] und unabhängig von ihnen Gasser und Siemerling[2] den Versuch gemacht haben, bei den Vögeln eine Vorniere nachzuweisen, wurde dem Gegenstande von allen Seiten die größte Beachtung geschenkt. Auch hier zieht sich durch alle Arbeiten der leitende Gedanke, dass eine Vorniere vorhanden sein müsse, und die Überzeugung, dass dies der Fall sei, hat auch hier zu manchen Fehlschlüssen geleitet. Zunächst haben Balfour und Sedgwick ihre ursprüngliche Auffassung nicht unwesentlich modificirt, und namentlich Balfour hat sich noch zuletzt in seinem Lehrbuche[3] ungemein vorsichtig und zurückhaltend geäußert. Später hat sich auch Mihálkowicz[4] Denen angeschlossen, die die Existenz einer Vorniere bei den Vögeln behauptet hatten. Er schreibt u. A.: »Bei Vögeln sind sowohl die Kanälchen als auch die freien Glomeruli der Vorniere gut entwickelt, nur dass die ersteren von sehr kurzer Dauer sind. Die Kanälchen entwickeln sich in der Gegend des vierten bis siebenten Körpersegmentes aus den Mittelplatten, deren Spalten zum Lumen jener Kanäle werden.« Er schildert dann auch die weitere

---

[1] F. M. Balfour and Adam Sedgwick, On the existence of a head-kidney in the Embryo chick and on certain points in the development of the Müllerian duct. Quart. Journ. of microsc. science. 1879. Vol. XIX. pag. 1—20, und A. Sedgwick, On the development of the structure known as the »Glomerulus« in the head-kidney in the chick. Quart. Journ. of microsc. science. 1880. Vol. XX. pag. 372—374.

[2] Gasser und Siemerling, Über das obere Ende des Wolff'schen Ganges. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg. 1878, und Gasser und Siemerling, Beiträge zur Entwicklung des Urogenitalsystems der Hühnerembryonen. Ebenda. 1879.

[3] Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II. pag. 646 u. ff.

[4] l. c. pag. 58.

Umbildung dieser Vorniere. Auch Janošik hat sich für die Existenz einer Vorniere bei den Vögeln ausgesprochen[1]. Er fasst seine Resultate in die Worte zusammen: »Der Pronephros entwickelt sich etwas später als die Urniere, und zwar am vorderen Ende des Wolff-schen Ganges. Er besteht aus einigen Kanälchen, deren Ausführungsgang nicht unmittelbar der Wolff'sche Gang ist, weil er zu dieser Zeit in seinem vorderen Ende theilweise atrophirt. Gegenüber diesen Kanälen entwickeln sich an der Radix mesenterii bei den Vögeln äußere Glomeruli, und zwar unabhängig von den inneren Glomerulis. Die äußeren Glomeruli sind drei.« — Ich sehe von der sehr schwierigen Kritik dieser Angaben um so lieber ab, als bereits Felix[2] vor wenigen Jahren eine solche versucht hat und als ich mich in

Fig. 31.

der Frage nach der Vorniere der Vögel fast vollinhaltlich der Auffassung dieses Forschers anschließen kann.

Nach Felix reicht die Vorniere des Hühnchens vom 4.—15. Segment; sie besteht »aus soliden, segmental angeordneten Mesodermwülsten, die vom parietalen Mesoderm an der Stelle ausgehen, wo Urwirbel und Seitenplatten resp. intermediäre Zellmasse zusammentreffen«. Darauf höhlen sich die Mesodermwülste aus und werden zu Divertikeln des Cöloms; die einzelnen Divertikel verbinden sich mit einander und so entsteht ein Ausführungsgang, der vom 15. Segment an frei nach hinten wächst. Demnach besteht also beim Hühn-

[1] J. Janošik, Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitzungsberichte der math.-naturwiss. Klasse der k. Akademie der Wissenschaften. 1885. pag. 146.

[2] Walther Felix, Die erste Anlage des Exkretionssystems des Hühnchens. Zürich 1891.

chen ganz ähnlich wie bei den Selachiern ein Vornierenwulst, der sich aus einzelnen Segmenten zusammensetzt; diese Vornierensegmente sind eben so vielen Vornierenkanälchen gleichzusetzen, der Gang, zu welchem sie sich zusammensetzen, entspricht dem Sammelrohr der Vorniere im Sinne Rückert's und die Fortsetzung desselben nach hinten stellt hier wie dort den Wolff'schen Gang vor.

Ich habe seit dem Erscheinen der Arbeit Felix' dem Gegenstande wiederholt meine Aufmerksamkeit geschenkt und kann mich der in derselben entwickelten Auffassung auf Grund meiner eigenen Beobachtungen am Huhn und an der Ente in fast allen wesentlichen Punkten anschließen. Ich habe in nebenstehender Fig. 31 einen Schnitt durch den neunten Urwirbel eines Entenembryo mit 11 Urwirbeln abgebildet und mit *vn* den Vornierenwulst bezeichnet. Dieser Wulst begann an diesem Embryo an der hinteren Grenze des sechsten Urwirbels und reichte nach hinten etwas über die Urwirbelgegend hinaus. — Nur in einem, allerdings sehr wichtigen Punkte kann ich Felix nicht Recht geben. Felix glaubt nämlich Verbindungen des Vornierenwulstes mit dem Ektoderm gefunden zu haben und spricht in der erwähnten Arbeit die Ansicht aus, dass das Ektoderm an der Bildung des Vornierenwulstes in einem allerdings nicht erheblichen Grade Antheil nehme. Ich kann eine solche Betheiligung des Ektoderms mit voller Bestimmtheit ausschließen, und zwar nicht allein was die Bildung des Vornierenwulstes, sondern auch was die des Vornierenganges betrifft. Ich habe davon vor zwei Jahren Felix in Zürich erzählt und bin erfreut, mittheilen zu können, dass auch er schon damals an seiner früheren Ansicht nicht mehr unbedingt festhalten konnte.

Was die sogenannten äußeren Glomeruli der Vorniere betrifft, deren es nach Mihálkowicz drei geben soll[1], so will ich es dahingestellt sein lassen, ob sie der Vorniere oder aber der Urniere zuzurechnen sind. Ihr spätes Erscheinen würde nicht unbedingt gegen die erstere Auffassung sprechen; wissen wir doch, wie spät z. B. bei der Ente der Canalis neurentericus durchbricht, oder wie spät bei den Säugethieren die Chorda aus dem Entoderm ausgeschaltet wird.

Nunmehr bieten auch die Säugethiere einer einheitlichen Auffassung keine Schwierigkeiten mehr dar. Bekanntlich haben hier

---

[1] Siehe darüber vor Allem Ernst Siemerling, Beiträge zur Embryologie der Exkretionsorgane des Vogels. Inaugural-Dissertation. Marburg 1882.

zuerst Renson[1] und Janošik eine Vorniere beschrieben. In neuerer Zeit hat Martin[2] unter der Leitung Strahl's die erste Entwicklung der Exkretionsorgane des Kaninchens untersucht und ist zu Resultaten gekommen, die sich mit denen Felix' leicht in Einklang bringen lassen. Nur ist zu bemerken, dass das, was Martin als erste »Anlage der Urniere« beschreibt, nicht Urniere, sondern Vorniere ist. Martin hat eine große Menge junger Kaninchenembryonen untersucht und glaubt schon im Stadium mit fünf bis sechs Urwirbeln in der Gegend des vierten bis fünften Urwirbels die »erste Anlage des Urogenitalsystems in Gestalt eines Zellknotens, der den Seitenplatten aufsitzt und nach der Mittellinie zu vorragt«, wahrnehmen zu können. Deutlicher wird diese Anlage bei Embryonen mit zehn Urwirbeln, wo die »Urnierenanlage«, gleichwie früher, im Bereiche des vierten Urwirbels beginnen soll. Dieselbe lässt sich nach Martin »von hier ab ohne wesentliche Unterbrechung nach hinten verfolgen, und zwar in Gestalt von Knospen oder Kolben, die an dem dorsomedialen Theil der Seitenplatten aufsitzen und mehr oder weniger weit an die Urwirbel heranreichen. Stellenweise erstrecken sich feinere oder gröbere Spalten in diese Gebilde hinein, welche direkte Fortsetzungen des Cöloms darstellen«. Alsbald tritt nun eine Sonderung dieser »Urnierenanlage« in einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt ein; den ventralen deutet Martin als »Anlage der Querkanäle«, den dorsalen als »Anlage des Wolff'schen Ganges«. Letzterer wächst frei nach hinten, um später (bei Embryonen mit 13 Urwirbeln) mit dem Ektoderm in Beziehung zu treten. Martin vermuthet indessen, dass diese vom Grafen Spee und Flemming beschriebene Verbindung als eine »sekundäre Verschmelzung der beiden Gebilde zu erklären sei«. — Ich habe nun selbst einige Kaninchenembryonen der fraglichen Stadien untersucht und, wenn auch mein Material lange nicht so reichhaltig war wie dasjenige Martin's, so kann ich seiner Mittheilung doch ein paar wichtige neue Daten hinzufügen. Ich besitze je eine Querschnittserie durch einen Embryo mit 10 und mit 13 Urwirbeln und je eine Sagittalschnittserie durch einen Embryo mit 10, 12 und 13 Urwirbeln. Nach der Querschnittserie durch den Embryo mit 10 Urwirbeln habe ich ein Plattenmodell

[1] G. Renson, Recherches sur le rein céphalique et le corps de Wolff chez les Oiseaux et les Mammifères. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXII. 1883.

[2] E. Martin, Über die Anlage der Urniere beim Kaninchen. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. 1885.

angefertigt, jedoch aus demselben, wie ich ausdrücklich bemerke, über die feineren Details nicht viel erfahren. Viel lehrreicher war in dieser Hinsicht die Untersuchung der Sagittalschnittserien. Wie erwähnt, halte ich die von MARTIN beschriebene »Anlage der Urniere« für die Vorniere und möchte sie als einen Wulst definiren, der an der Grenze zwischen Urwirbel und Seitenplatten, aber schon im unsegmentirten Mesoderm, von der parietalen Lamelle desselben ausgeht. Wie nun die Sagittalschnittserie durch den Embryo mit 10, namentlich aber die durch den Embryo mit 13 Urwirbeln zeigt, ist dieser Wulst, wenn auch nicht sehr scharf, so doch immerhin gut erkennbar, in eine Anzahl von Segmenten getheilt. Bei dem älteren der beiden Embryonen zieht jedes Segment in schiefer Richtung von vorn und unten nach hinten und oben und legt sich dabei über das nächstfolgende hinweg. Die einzelnen Vornierensegmente vereinigen

Fig. 32.

sich zu einem soliden Strang, der nach hinten in den WOLFF'schen Gang auswächst. Dieser läuft bei dem Embryo mit 13 Urwirbeln in eine feine Spitze aus und die Zellen, welche sein distales Ende zusammensetzen, sind, wie bei Pristiurus, in der Richtung des Ganges in die Länge gezogen. Weder der Vornierenwulst noch die Anlage des WOLFF'schen Ganges zeigen eine Verbindung mit dem Ektoderm; dieses ist jedoch über den beiden genannten Gebilden außerordentlich dünn. Wenn später, wie ich nicht bezweifle, eine Verbindung eintritt, so kann dieselbe meiner Meinung nach, wie MARTIN ganz richtig vermuthet, nur eine sekundäre Bedeutung besitzen und nicht auf eine genetische Beziehung zwischen WOLFF'schem Gang und Ektoderm bezogen werden. — MARTIN giebt an, dass die von ihm beschriebene »Urnierenanlage« im vierten Segment beginnt. An meinen beiden Querschnittserien beginnt sie erst am Hinterende des sechsten Segmentes; wenigstens kann ich die leichte Erhebung der

lateralen Mesodermlamelle, die weiter vorn zu sehen ist, nicht als Anfang des Vornierenwulstes anerkennen.

Die beistehende Fig. 32 zeigt den Vornierenwulst (*vn*) des Embryo mit zehn Urwirbeln; der Schnitt geht durch den neunten Urwirbel.

Auch hinsichtlich der Säugethiere lasse ich die Frage offen, ob die in späteren Stadien auftretenden äußeren Glomeruli (Renson selbst spricht nur von Spuren von solchen) in der That der Vorniere zuzurechnen sind. —

Wir sehen also, dass sich die Amnioten ganz ungezwungen einer einheitlichen Auffassung der Vorniere fügen. Was die Urniere betrifft, so ist bekannt, dass sie sich überall medial resp. dorsal von der Vorniere entwickelt. Es bleibt aber noch zu untersuchen, ob und in wie weit sich auch die mediale Wand der Urwirbelkommunikationen an der Bildung der Urnierenkanälchen betheiligt. Für die proximalen Kanälchen der Urniere der Reptilien scheint mir eine solche Betheiligung kaum ausgeschlossen werden zu können; dagegen wäre es immerhin möglich, dass in der Mitte und am hinteren Ende der Urniere die mediale Wand an der Bildung der Urnierenkanälchen keinen Antheil nähme. Die bisher vorliegenden Angaben lassen in dieser Hinsicht keinen bestimmten Schluss zu. — Und nun ist es vielleicht auch gestattet, eine Vermuthung über die Entwicklung der bleibenden Niere oder der Nachniere der Amnioten zu äußern. Wir haben gesehen, dass die Vorniere ausschließlich auf Kosten der lateralen Lamelle des Mesoderms entsteht; es wurde ferner erwähnt, dass alle wesentlichen und für die Harnsekretion wichtigen Theile der Urnierenkanälchen gleichfalls aus der lateralen Lamelle des Mesoderms hervorgehen und dass sich aus der medialen Lamelle lediglich die mediale Umrandung der Urnierentrichter bildet; wir haben endlich gesehen, dass dort, wo keine Trichter mehr vorhanden sind, nämlich am Hinterende des Rumpfes und an der Schwanzwurzel, die Urnierenkanälchen ausschließlich aus der lateralen Mesodermlamelle entstehen. Dies muss den Gedanken nahe legen, ob nicht vielleicht auch die Kanälchen der bleibenden Niere in genetischer Beziehung zu der lateralen Mesodermlamelle stehen könnten. Natürlich würde hier nur die ventrale Kante der Myotome in Betracht kommen, d. h. derjenige Theil der Cutislamelle der Urwirbel, welcher, wie ich schon vor acht Jahren erwähnt habe, auffallend lange seinen epithelialen Charakter bewahrt. Jedenfalls sind erneute Untersuchungen über diesen Gegenstand dringend nöthig.

Wenn die ausgesprochene Vermuthung sich bestätigen sollte, würden immer mehr dorsal gelegene Abschnitte der lateralen Mesodermlamelle zur Bildung der Harnkanälchen herbeigezogen werden: der ventralste Theil der primitiven Urwirbelkommunikation würde die Bildungsstätte der Vorniere, die sich daran anschließende Strecke würde jene der Urniere und der dorsalste Abschnitt würde jene der bleibenden Niere sein.

V. Über die Weiterbildung der Urniere.

Die Weiterbildung der Urniere wurde seit Semper und Balfour nicht wieder untersucht; die Neueren haben ihre Untersuchungen dort abgeschlossen, wo die Vorgänge anfangen, komplicirter zu werden. Was Semper und Balfour geleistet haben, ist aller Bewunderung werth und wenn ich, wie ich glaube, noch etwas weiter gekommen bin, so ist dies einerseits dem Umstande zuzuschreiben, dass durch ihre Untersuchungen ein so guter und sicherer Grund gelegt war, andererseits aber auch dem Vortheil, den die neueren Rekonstruktionsmethoden bieten. Nichtsdestoweniger lassen auch meine Untersuchungen noch manche empfindliche Lücke offen; mein Material an älteren Embryonen war nicht reichhaltig genug, um alle einschlägigen Fragen lösen zu können.

Ich beginne mit der Beschreibung der Urniere eines ungefähr 17 mm langen Embryo von Pristiurus. Es war von derselben schon im vorigen Kapitel die Rede, jedoch ist es nöthig, jetzt etwas genauer auf die dort nur ganz flüchtig berührten Verhältnisse einzugehen. — Ich habe von den beiden Urnieren dieses Embryo eine Rekonstruktion auf Millimeterpapier ausgeführt und nach derselben die Fig. 1 Taf. XVII zeichnen lassen. Die Rekonstruktion ist so genau, dass man von derselben mit dem Zirkel direkt Maße abnehmen kann; es entspricht der Länge nach jeder Millimeter der Figur einem Schnitt von 0,01 mm Dicke. Dasselbe gilt auch von allen übrigen auf Taf. XVII und XVIII gegebenen Rekonstruktionen. Wenn also z. B. eine Figur eine Länge von 391 mm hat, so ist sie aus eben so vielen Schnitten rekonstruirt. Der Quere nach konnte dieses Maßverhältnis nicht genau eingehalten werden, und zwar desshalb nicht, weil die einzelnen Theile der Urniere derart über einander liegen, dass, wenn dies in den Rekonstruktionen hätte zum Ausdrucke kommen sollen, die Übersichtlichkeit der Bilder ganz verloren gegangen wäre. Es liegt nämlich der Urnierengang ventral von der größten Erweiterung der Urnierenkanälchen, und ich hätte

also den Gang unter den bläschenförmigen Erweiterungen der Kanälchen zeichnen müssen; dadurch wären aber die Bilder unverständlich geworden und ich habe es daher vorgezogen, den Urnierengang ganz lateralwärts zu verschieben. — Die Rekonstruktionen sind so gezeichnet, als wenn man auf die Urnieren von der dorsalen Seite her sähe; die rechte Urniere der Rekonstruktionsbilder entspricht also der rechten Urniere der Embryonen und umgekehrt.

Die Urniere unseres Embryo besteht jederseits aus 36 Segmenten. An jedem Urnierenkanälchen lässt sich ein auf- und ein absteigender Schenkel unterscheiden. Der aufsteigende beginnt mit einer kleinen Öffnung, dem Urnierentrichter, an der dorsalen Wand der Leibeshöhle und wendet sich nach hinten, oben und außen, um sich über den Urnierengang hinüberzulegen. Der absteigende Schenkel zieht nach hinten und unten und tritt mit dem Urnierengang in Verbindung. Wo die beiden Schenkel an einander stoßen, befindet sich eine bläschenförmige Erweiterung, die in der Folge als Urnierenbläschen bezeichnet werden soll. Von diesem allgemeinen Verhalten weicht das erste Urnierenkanälchen nur ganz unbedeutend, das 35. und 36. dagegen sehr auffallend ab. Wie man aus Fig. 6 *A* Taf. XVI ersieht, welche die fünf ersten Kanälchen der linken Urniere dieses Embryo in dorsaler Ansicht zeigt, ist der aufsteigende Schenkel des ersten Urnierenkanälchens zu einem dünnen Strange reducirt, welcher, wie die Querschnitte lehren, kaum mehr ein Lumen enthält. An der Stelle, wo dieser Gang vom Epithel der Leibeshöhle abgeht, ist dieses zu einer kleinen trichterförmigen Grube eingesenkt; rechterseits fehlt diese Einsenkung. Die beiden letzten Urnierenkanälchen sind im höchsten Grade rudimentär; sie liegen in der Schwanzwurzel hinter der Leibeshöhle und besitzen keinen aufsteigenden Schenkel. Mit Ausnahme des vorletzten der rechten Seite, das noch einen absteigenden Schenkel besitzt, fehlt auch dieser und von den Kanälchen ist nur das Urnierenbläschen übrig geblieben; aber auch dieses ist im letzten Segment ganz klein und verschrumpft.

Auch abgesehen von diesen gröberen Unterschieden sind nicht alle Urnierenkanälchen gleich gebildet. Wie aus der Rekonstruktion zu ersehen ist, sind die Urnierentrichter in den zwei vorderen Dritteln der Urniere sehr weit, im hinteren Drittel dagegen sehr eng. Der Übergang erfolgt nicht plötzlich, sondern allmählich, ungefähr in der Höhe des 22.—24. Segmentes. Damit hängt es auch zusammen, dass der aufsteigende Schenkel der Urnierenkanälchen in den zwei vorderen Dritteln weiter, im hinteren enger ist. Die Ur-

nierenbläschen sind im vorderen Drittel kleiner als weiter hinten. Der absteigende Schenkel lässt vorn nicht immer ein deutliches Lumen erkennen; nach hinten wird das Lumen deutlicher und im hinteren Drittel der Urniere ist es sehr viel weiter als das Lumen des aufsteigenden Schenkels. — Die Urnierenkanälchen nehmen von vorn nach hinten an Größe zu. Ich habe auf Taf. XVII Fig. 16 nach einem Plattenmodell das 15. Kanälchen und in Fig. 17 das 25. der linken Urniere in der Ansicht von der medialen Seite abgebildet. Das 15. Urnierenkanälchen ist größer als die ersten fünf, auf Taf. XVI Fig. 6 *A* abgebildeten, und das 25. ist größer als das 15.

Am 25. Urnierenkanälchen und eben so an allen folgenden mit Ausnahme der beiden letzten fällt noch eine andere Eigenthümlichkeit auf; es ist hier das Urnierenbläschen (*b* Fig. 17 Taf. XVII) durch eine deutliche Furche vom absteigenden Schenkel (*d*) abgesetzt. Damit leitet sich ein Vorgang ein, der später noch weiter greift.

Auf Taf. XV Fig. 9 habe ich einen Schnitt durch den aufsteigenden Schenkel und das Urnierenbläschen des 16. Segmentes, auf derselben Tafel, Fig. 10, einen Schnitt durch den absteigenden Schenkel des 27. Segmentes und seine Einmündung in den Urnierengang gezeichnet.

Die Entfernung der einzelnen Urnierentrichter von einander ist nicht überall die gleiche; sie ist etwas hinter der Mitte der Urniere am größten und nimmt von hier nach vorn und hinten ab (s. das Rekonstruktionsbild).

Der Urnierengang nimmt von vorn bis etwa zur Mitte der Urniere an Dicke ab, von da an wieder zu. Er ist, wie schon früher bemerkt wurde, in jedem Segment, entsprechend der Einmündung eines Urnierenkanälchens, etwas weiter als in den Zwischenstrecken. Die Urnierengänge der beiden Seiten nähern sich einander hinten etwas und treten mit der dorsalen Wand der Kloake in Verbindung, ohne in dieselbe einzumünden. —

Ein anderer Embryo desselben Alters, den ich in Sagittalschnitte zerlegt hatte, zeigte in so fern ein abweichendes Verhalten, als die sieben vordersten Urnierenkanälchen nicht mit dem Urnierengang in Verbindung traten; es fehlte an ihnen der absteigende Schenkel. Diese Differenz ist von principieller Wichtigkeit; denn, wie wir sehen werden, zeigt sich dieses Verhalten nur bei weiblichen Embryonen, während bei männlichen die vordersten Urnierenkanälchen stets mit dem Urnierengang in Verbindung treten. So giebt sich also schon bei Embryonen von ungefähr 17 mm Länge eine geschlechtliche

Differenzirung zu erkennen. Diese betrifft zunächst ausschließlich das proximale Ende der Urniere und äußert sich darin, dass beim Männchen die vordersten Urnierenkanälchen mit dem Urnierengang in Verbindung treten, während sie beim Weibchen keine solche Verbindung eingehen.

Der nächste Embryo, von dessen Urnieren die Fig. 2 Taf. XVIII ein Rekonstruktionsbild giebt, war 19 mm lang und gab sich durch das Verhalten der proximalen Urnierenkanälchen als Weibchen zu erkennen. Die beiden Urnieren waren nicht ganz gleichmäßig ausgebildet; sie waren nicht ganz symmetrisch, indem die rechte aus 36, die linke bloß aus 34 Segmenten bestand. Die ersten neun Urnierenkanälchen der rechten und die ersten acht der linken Seite zeigten keine Verbindung mit dem Urnierengang. Sie trugen deutliche Zeichen der Rückbildung zur Schau. In erster Linie waren sie sehr viel kleiner und kürzer als die vorderen Kanälchen jüngerer Embryonen; am kleinsten und unscheinbarsten war das erste, das eher dem Rest einer der vordersten Urwirbelkommunikationen früherer Stadien als einem Urnierenkanälchen ähnlich sah. Zweitens zeigten sie an ihrem blinden Ende keine bläschenförmige Erweiterung oder es war doch nur an den hintersten eine solche eben angedeutet. Drittens war ihre Richtung von der gewöhnlichen gut entwickelter Urnierenkanälchen verschieden; die meisten wendeten sich direkt nach außen und oben oder sie zeigten sogar eine leichte Ablenkung nach vorn, und nur die hintersten, am wenigsten rückgebildeten, waren nach hinten und außen gerichtet. Diese Eigenthümlichkeiten: geringe Größe, Mangel einer bläschenförmigen Erweiterung und Richtung nach vorn, sind sehr gut an der Fig. 18 Taf. XVII zu sehen, welche das fünfte Urnierenkanälchen der linken Seite dieses Embryo nach einem Plattenmodell darstellt.

Vom zehnten Urnierenkanälchen der rechten und neunten der linken Seite an waren die beiden Urnieren wesentlich so gebildet wie beim früheren Embryo. Wie hier, nahm zunächst die Entfernung der Urnierentrichter von einander etwas zu, um dann vom 23. oder 24. an wieder abzunehmen. Auch in Beziehung auf die Weite der Trichter und die Weite und den Verlauf der aufsteigenden Schenkel verhielt sich dieser Embryo ähnlich dem vorigen. Endlich nahm auch wie bei diesem die Größe der Urnierenbläschen von vorn nach hinten allmählich zu. Dagegen war im hinteren Drittel der Urniere der aufsteigende Schenkel schärfer gegen das Urnierenbläschen abgesetzt als früher. — Das Hinterende der Urniere war jederseits

wieder stark rückgebildet; diese Strecke betraf rechterseits vier, linkerseits drei Segmente. Die letzten derselben stellten ganz unansehnliche, rundliche Zellhaufen dar, die im Begriffe zu sein schienen, sich aufzulösen und zu verschwinden. Sie waren alle distal vom Hinterende der Leibeshöhle, in der Schwanzwurzel, gelegen.

Vom Urnierengang gilt im Wesen das früher Gesagte. Die aus der Vorniere hervorgegangene Peritonealkommunikation desselben war von den vordersten Urnierenkanälchen etwas weiter entfernt, als bei den nächstjüngeren Embryonen. Das Hinterende des Ganges, welches, wie früher, mit der dorsalen Wand der Kloake in Verbindung trat, ohne sich aber in dieselbe zu öffnen, hatte sich dem Gange der Gegenseite fast bis zur Berührung genähert.

Auch ein zweiter Embryo desselben Alters, der in Sagittalschnitte zerlegt war, zeigte ganz ähnliche Verhältnisse und gab sich also gleichfalls als weiblicher Embryo zu erkennen. Ein dritter Embryo, den ich in Horizontalschnitte zerlegt hatte, ließ keinen ganz sicheren Schluss zu, weil sich an den Schnitten nicht genau erkennen ließ, ob die vordersten Urnierenkanälchen sich bloß über den Urnierengang hinüberlegten oder mit ihm in Verbindung traten. Bei dem Umstande jedoch, dass sich einige der vordersten Kanälchen nach außen und vorn, statt nach außen und hinten richteten, also ganz so gestellt waren, wie bei dem Embryo, dessen Urnieren in Fig. 2 Taf. XVIII gezeichnet sind, möchte ich zu der Annahme neigen, dass es sich auch hier um einen weiblichen Embryo gehandelt habe.

Erheblich weiter entwickelt waren die Urnieren eines Embryo von 22,5 mm Länge. Wie das Rekonstruktionsbild auf Taf. XVIII Fig. 3 zeigt, waren die beiden Urnieren, abgesehen von einigen minder wichtigen Details, streng symmetrisch entwickelt. Sie zeigten im Verhalten der vorderen Urnierenkanälchen eine große Ähnlichkeit mit den Urnieren des Embryo von 17 mm Länge (s. Fig. 1), unterschieden sich dagegen sehr auffallend von jenen des Embryo von 19 mm Länge (s. Fig. 2) und es gab sich dadurch der Embryo wieder sofort als männlicher zu erkennen. Jede Urniere bestand aus 35 Segmenten, von denen wieder die beiden letzten rudimentär waren. Während aber das vorletzte jederseits noch mit dem Urnierengang in Verbindung trat, war das letzte nur durch ein ganz kleines, kugeliges, vollkommen abgeschlossenes Bläschen vertreten.

Die ersten acht bis zehn Kanälchen waren ziemlich dicht zusammengedrängt, und ihre Trichter folgten unmittelbar auf einander. Von da an nahm der Abstand der Trichter allmählich zu, bis sie

sich am Hinterende der Urniere wieder einander näherten. Auch die Weite der Trichter nahm, wie bei dem jüngeren männlichen Embryo, von vorn nach hinten allmählich ab. In den zwei hinteren Dritteln der Urniere war der aufsteigende Schenkel der Kanälchen zu einem ziemlich langen Kanal ausgezogen, den ich in der Folge als Trichterkanal bezeichnen will. Beim 33. Kanälchen war nur eine Andeutung eines solchen Trichterkanals vorhanden, während ein Trichter selbst fehlte. Ähnlich verhielt sich auch das erste Kanälchen, an welchem nur ein dünner, aufsteigender Schenkel, aber kein Trichter vorhanden war.

Abgesehen von diesen allgemeinen Eigenthümlichkeiten zeigten die einzelnen Kanälchen auch noch gewisse Besonderheiten, die von Wichtigkeit sind, weil sie zu den späteren Verhältnissen hinüberleiten. — Von den ersten drei Urnierenkanälchen dieses Embryo habe ich ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 7 *A* von der dorsalen, Fig. 7 *B* von der ventralen Seite abgebildet. Dessgleichen habe ich wieder vom 15. und 25. Kanälchen der linken Seite Plattenmodelle angefertigt und dieselben auf Taf. XVII Fig. 19 und 20 in der Ansicht von der medialen Seite abgebildet. Ein Vergleich dieser Figuren, namentlich der beiden letzten, die in gleicher Ansicht gezeichnet sind, lehrt zunächst, dass die Urnierenkanälchen von vorn nach hinten an Größe zunehmen. Nur ganz hinten nehmen sie, wie gesagt, wieder ab. Sie sind auch länger geworden, als sie beim Embryo von 17 mm waren, und ihre einzelnen Abschnitte haben sich schärfer von einander gesondert (vgl. die Figg. 16 und 17 Taf. XVII mit den Fig. 19 und 20). Während früher nur im hinteren Drittel der Urniere der absteigende Schenkel der Kanälchen von den Urnierenbläschen durch eine Furche deutlich abgegrenzt war, ist dies jetzt auch bei den Kanälchen des mittleren Drittels der Fall. Aber auch jetzt sind die Kanälchen des hinteren Drittels den vorderen wieder in der Entwicklung voraus. Sie sind nicht bloß größer, als diese, sondern es beschreibt auch der absteigende Schenkel nach seinem Abgange vom Urnierenbläschen eine Schlinge, indem er sich zunächst nach oben wendet, um dann in scharfer Biegung nach unten zu ziehen. Die Konvexität der Schlinge ist nach oben gewendet (vgl. Fig. 20 Taf. XVII). — Auch das Ende des absteigenden Schenkels, welches mit dem Urnierengang in Verbindung tritt, hat seinen Verlauf etwas geändert. Der Gang ist in die Länge gewachsen und seine Einmündung in den Urnierengang hat sich nach hinten verschoben. Dabei bleibt aber

das Ende des Kanälchens mit dem Urnierengang stets im Zusammenhang und es tritt also, wie ich nachdrücklich betonen muss, nie eine Kontinuitätstrennung zwischen beiden auf. Am deutlichsten ist diese Verschiebung am 24., 25. und 26. Kanälchen zu sehen; sie beginnt also am Vorderende des hinteren Drittels der Urniere. So kommt es, dass z. B. das Ende des 24. Urnierenkanälchens fast in derselben Querschnittsebene liegt, wie der Trichter des 26. Kanälchens vgl. Fig. 3 Taf. XVIII). Diese Verschiebung geht mit einer Einfaltung oder Leistenbildung der dorsalen Wand des Urnierenganges einher. Ich habe auf Taf. XVII Fig. 1—5 diesen Process an einem speciellen Beispiele erläutert (vgl. dazu Fig. 3 Taf. XVIII). Fig. 1 zeigt uns das Bild eines Schnittes durch den Trichter des 25. Urnierenkanälchens der linken Seite (tr^{25}). Lateral von ihm, dicht unter dem Peritonealepithel, liegt der Urnierengang (WG); dorsal von diesem, aber von ihm deutlich getrennt, das Ende des 24. Urnierenkanälchens (E^{24}; dorsolateral von diesem ist ein kleiner Zellhaufen zu sehen (Mk^{25}), der den Anschnitt der vorderen Wand des 25. Urnierenbläschens darstellt. Zwei Schnitte weiter hinten (Fig. 2) ist nur mehr ein kleiner Theil der hinteren Wand des 25. Trichters (tr^{25}) und dorsolateral von ihm der Schiefschnitt durch den entsprechenden Trichterkanal (tc^{25}) zu sehen. Das Ende des 24. Urnierenkanälchens hat sich mit der dorsalen Wand des Urnierenganges verbunden, sein Lumen ist etwas enger geworden, aber noch deutlich vom Lumen des Urnierenganges getrennt. Dorsal davon liegt der Querschnitt des 25. Urnierenbläschens. — Der nächste, nicht abgebildete, Schnitt zeigt die Vereinigung des Trichterkanals mit dem Urnierenbläschen. Der darauf folgende, von dem das uns interessirende Stück in Fig. 3 wiedergegeben ist, zeigt uns eine Leiste an der dorsalen Wand des Urnierenganges, die ein kleines, punktförmiges Lumen enthält. Diese Leiste mit ihrem Lumen stellt die Fortsetzung des 24. Urnierenkanälchens dar. Drei Schnitte weiter hinten ist diese Leiste nur mehr so hoch, wie sie die Fig. 4 zeigt, und noch vier Schnitte weiter hinten (Fig. 5) stellt dieselbe nur mehr eine Verdickung der dorsalen Wand des Urnierenganges dar. Noch einen oder zwei Schnitte weiter hinten ist auch von dieser Verdickung kaum mehr eine Spur wahrzunehmen, zugleich aber legt sich ein neues Urnierenkanälchen, das 25., der dosalen Wand des Urnierenganges an.

Mit dieser Verschiebung des hinteren Endes der Urnierenkanälchen und der damit einhergehenden Leistenbildung am Urnierengang hat sich ein sehr wichtiger Vorgang eingeleitet, der schon

beim nächstälteren, von mir untersuchten Embryo zu einer sehr interessanten Neuerung geführt hat.

Einen zweiten Embryo von ungefähr derselben Entwicklungsstufe, der nur etwas kleiner war, als der eben beschriebene, hatte ich in Horizontalschnitte zerlegt. Diese Schnittrichtung ist für die Untersuchung der Urniere, wenigstens in diesen Stadien, sehr ungünstig. Indessen war aus dem Verhalten der vorderen Urnierenkanälchen doch zu erkennen, dass er ein männlicher Embryo war.

Der nächste Embryo, von dem ich wieder eine Querschnittserie besitze, war nur um ein Geringes größer, als der zuletzt beschriebene, die Urniere war aber doch erheblich weiter ausgebildet. Der Embryo hatte eine Länge von 25,3 mm und gab sich nicht bloß durch das Verhalten der vordersten Urnierenkanälchen, sondern auch durch andere Eigenthümlichkeiten, von denen unten die Rede sein wird, sofort als männlicher Embryo zu erkennen. — Die beiden Urnieren waren nicht ganz symmetrisch entwickelt, indem die rechte nur aus 34, die linke — abgesehen von einem kleinen Zellhaufen am vordersten Ende, der vielleicht als ein, in höchster Rückbildung begriffenes Urnierenkanälchen aufzufassen gewesen sein mochte, — aus 35 Segmenten zusammengesetzt war.

Jede Urniere ließ deutlich mehrere Abschnitte unterscheiden (vgl. das Rekonstruktionsbild Fig. 1 Taf. XIX). Der erste Abschnitt bestand aus acht bis neun Kanälchen, die ungemein dicht zusammengedrängt waren und sich sowohl durch ihre geringe Größe, als durch den geringen Grad ihrer Differenzirung von den folgenden Kanälchen unterschieden. Die Länge dieses Abschnittes betrug ungefähr den siebenten Theil von der Länge der Urniere; diese acht bis neun Kanälchen nehmen eine Strecke in Anspruch, die ungefähr derjenigen von drei Urnierenkanälchen aus der Mitte der Drüse entspricht. Die vordersten Kanälchen dieses Abschnittes hatten keinen oder wenigstens keinen deutlichen Trichter; bei den folgenden war der Trichter sehr klein und führte in einen kurzen, engen Kanal, der sich zunächst fast horizontal nach außen wendete, um nach kurzem Verlauf in ein kleines Urnierenbläschen zu führen. Von da begann der absteigende Schenkel, der zunächst nach innen und dann im Bogen nach außen und unten führte, um schließlich in den Urnierengang einzumünden. Auf Taf. XVII Fig. 21 ist das fünfte Kanälchen der linke Seite nach einem Plattenmodell in der Ansicht von innen und oben abgebildet; aufsteigender Schenkel, Urnierenbläschen und absteigender Schenkel sind so bezeichnet, wie an den

übrigen Figuren. Aus der Zeichnung ist auch deutlich zu entnehmen, wie sehr das Kanälchen von vorn nach hinten zusammengeschoben ist.

Der zweite Abschnitt der Urniere bestand aus dreizehn bis vierzehn Kanälchen, er setzte sich kontinuirlich aus dem ersten Abschnitte fort, so dass man darüber im Zweifel sein konnte, ob das neunte Kanälchen noch dem ersten oder schon dem zweiten Abschnitte zuzurechnen war. Die Größe und Länge der Urnierenkanälchen und der Grad ihrer Differenzirung nimmt in diesem Abschnitte von vorn nach hinten allmählich zu. Von dem 15. Kanälchen der linken Seite habe ich wieder ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVII Fig. 22 abbilden lassen. Von einem engen Trichter nimmt zunächst wieder der aufsteigende Schenkel- oder Trichterkanal den Ursprung; dieser führt nach mäßig langem Verlauf in ein Urnierenbläschen und von hier beginnt die dritte Strecke, der ursprüngliche absteigende Schenkel. Dieser hat sich in der Weise weiter differenzirt, dass sein Anfang eine zweifache Windung beschreibt; die erste legt sich von hinten her über das Urnierenbläschen hinweg und wendet ihre Konvexität nach vorn; die zweite schiebt sich von unten her in die erste hinein und kehrt ihre Konvexität nach oben. Damit hat sich der erste Abschnitt des absteigenden Schenkels zu einem Tubulus contortus umgebildet. Die darauf folgende Strecke zieht gerade nach hinten und unten, um in den Urnierengang einzumünden; diesen Abschnitt will ich als Endkanal bezeichnen. So können wir demnach jetzt an einem Urnierenkanälchen vier Abschnitte unterscheiden: 1) den mit einem Trichter an der dorsalen Wand der Leibeshöhle beginnenden Trichterkanal, 2) das Urnierenbläschen, 3) den Tubulus contortus und 4) den in den Urnierengang mündenden Endkanal.

Die Größe und Weite der Kanälchen nimmt von vorn nach hinten allmählich zu und damit werden wir zu dem dritten Abschnitte der Urniere hingeführt. Dieser umfasst die hinteren zwölf Segmente und charakterisirt sich nicht bloß durch den beträchtlichen Umfang und den hohen Grad der Ausbildung der einzelnen Segmente, sondern vor Allem dadurch, dass die letzten Strecken der Urnierenkanälchen, die Endkanäle, ungemein in die Länge gezogen sind. Während die Endkanäle des ersten und zweiten Abschnittes der Urniere nach kurzem Verlauf mit dem Urnierengang in Verbindung treten, münden die Endkanäle des dritten Abschnittes entweder in das hinterste Ende des Urnierenganges oder nicht weit davon entfernt in diesen ein. Nur bei den letzten Urnierenkanälchen war

der Verlauf der Endkanäle in so fern ein anderer, als sie entweder direkt von oben nach unten zum Urnierengang zogen oder aber, wie dies beim letzten der Fall ist, sogar schief von hinten und oben nach vorn und unten verliefen, um zum Hinterende des Urnierenganges zu gelangen. Ich werde weiter unten noch auf die speciellen Verhältnisse einzugehen haben; zunächst möchte ich auf das Bild eines Plattenmodells verweisen, das ich von dem 25. Urnierenkanälchen der linken Seite angefertigt habe (Fig. 23 Taf. XVII). Der ungemein lange Trichterkanal (a) führt, wie früher in das Urnierenbläschen (b) und von diesem geht ein Tubulus contortus aus, der ähnlich wie im zweiten Abschnitte der Urniere zwei Schlingen (c' und c'') bildet, die in wesentlich derselben Weise, wie bei den vorderen Urnierenkanälchen, in einander geschoben sind. Der absteigende Schenkel der zweiten Schlinge führt in den Endkanal, der zunächst fast senkrecht nach abwärts und nur wenig nach hinten zieht, um dann, dem Urnierengange angeschlossen, horizontal nach hinten zu verlaufen. An dem abgebildeten Modell sieht man außerdem noch bei (b^1) einen Gang, der vom Urnierenbläschen ausgeht und lateral vom Anfang des Endkanals nach hinten zieht. Von diesem Gang wird später noch die Rede sein.

Ein Vergleich der Figg. 21, 22 und 23, welche, wie gesagt, das fünfte, fünfzehnte und fünfundzwanzigste Urnierenkanälchen der linken Seite darstellen, lehrt, wie außerordentlich die Länge und Komplikation der Kanälchen von vorn nach hinten zunimmt. Ist diese Zunahme schon beim Übergang vom ersten zum zweiten Abschnitt der Urniere eine beträchtliche, so wird sie noch viel auffallender beim Übergang vom zweiten zum dritten Abschnitt. Und doch stellt sich der erste Abschnitt in einen gewissen Gegensatz zum zweiten und dritten; denn während bei jenem der ursprüngliche absteigende Schenkel der Urnierenkanälchen keine weitere Differenzirung erfährt, hat bei diesem eine sehr auffallende Umbildung Platz gegriffen, eine Umbildung, welche darauf hinweist und damit im Einklange steht, dass nur diese beiden Abschnitte der Urniere und nicht auch der erste der Funktion der Harnausscheidung vorzustehen haben.

Ich gehe nun zur Beschreibung einiger Querschnittsbilder dieser Serie über, welche namentlich in Beziehung auf das Verhalten der Endkanäle sehr lehrreich sind. Der erste Schnitt, den ich gezeichnet habe (Fig. 6 Taf. XVII), zeigt den Endkanal (E^8) oder das Ende des absteigenden Schenkels des achten Urnierenkanälchens kurz vor

seiner Verbindung mit dem Urnierengang. Unter und etwas seitlich von dem Urnierengang (*Wg*) sieht man den MÜLLER'schen Gang, von dessen Bildung später die Rede sein wird. Der Urnierengang hat ein ziemlich weites, der MÜLLER'sche Gang ein ungemein enges, fast punktförmiges Lumen. Lateral vom Endkanal sieht man den Anschnitt der vorderen Wand des neunten Urnierenbläschens (*Mk*^{9}). — Drei Schnitte weiter hinten verschmelzen die Lumina des Urnieren- oder WOLFF'schen Ganges und des MÜLLER'schen Ganges (Fig. 7 Taf. XVII), nachdem schon vorher ihre Wände sich mit einander vereinigt hatten. Bei hoher Einstellung sieht man an dem Schnitte die Lumina noch getrennt, bei tiefer Einstellung dagegen vereinigt; dieses Verhalten ist auch in der Zeichnung zum Ausdrucke gebracht worden. Im Übrigen sieht man an dem Schnitte bei *tr*^{9} den Trichter des neunten Urnierenkanälchens und die Einmündung des von ihm ausgehenden Kanals in das Urnierenbläschen (*Mk*^{9}). Dorsal von diesem ist ein Stück des Endkanals (*E*^{9}) dieses Segmentes zu sehen; die Verbindung desselben mit dem Urnierenbläschen ist schon am nächsten Schnitte getroffen.

Aus dem zweiten Abschnitte der Urniere habe ich keinen Schnitt abgebildet, dagegen geben die Figuren 8—11 Querschnittsbilder aus dem dritten Abschnitt. Zum Verständnisse dieser Bilder ist es nothwendig, das Rekonstruktionsbild auf Taf. XIX Fig. 1 zum Vergleiche heranzuziehen. Der erste Schnitt (Fig. 8) trifft den Trichter des 26. Urnierenkanälchens der linken Seite (*tr*^{26}); er muss also, wie aus dem Rekonstruktionsbild ersichtlich wird, zugleich das Urnierenbläschen (*Mk*^{25}) und einen Theil des Tubulus contortus des nächst vorhergehenden Segmentes treffen. Der Tubulus contortus liegt dorsomedial vom Urnierenbläschen. Dieses selbst ist nach innen und unten in eine kleine Spitze ausgezogen, welche die Stelle anzeigt, an der etwas weiter vorn der Trichterkanal des betreffenden Segmentes einmündet. — Von besonderem Interesse ist das Verhalten der Ausführgänge. Am weitesten lateral liegt der Querschnitt des Urnierenganges (*ug*), der sich durch seine Größe und die Weite seines Lumens von den Querschnitten der anderen Kanäle unterscheidet. Auf ihn folgt nach innen zu ein sehr enger Kanal mit überaus feinem, punktförmigem Lumen (*E*^{23}); wie die vorhergehenden Schnitte lehren, ist dies der Querschnitt des Endkanals des 23. Segmentes. Noch etwas weiter nach innen bemerkt man den etwas größeren Querschnitt des Endkanals des 24. Segmentes.

Der Schnitt der Fig. 9 trifft die Urniere zwei Segmente weiter

hinten; zunächst ist bei tr^{28} die erste Einsenkung des Trichters des 28. Urnierenkanälchens getroffen. Sie wird schon auf dem nächsten Schnitte tiefer. Bei *cc* sind die Schlingen des Tubulus contortus des 27. Segmentes und bei E^{27} ist der Anfang des Endkanals eben desselben Segmentes zu sehen. Dieser steigt also zwischen den Schlingen des Tubulus contortus herab und hat an seiner lateralen Seite einen Zellhaufen liegen (Mk^{X}), der nach vorn mit dem Urnierenbläschen in Verbindung tritt und aller Wahrscheinlichkeit nach die Anlage eines sekundären Urnierenbläschens darstellt. — Sehr eigenthümlich verhalten sich wieder die Ausführungsgänge; der Endkanal des 23. Segmentes (E^{23}) hat sich mit dem Urnierengang (*ug*) vereinigt und stellt eine Leiste desselben dar, in der aber noch ein von dem des Urnierenganges deutlich getrenntes Lumen zu erkennen ist; die Endkanäle des 24., 25. und 26. Segmentes haben sich zu einem von oben nach unten plattgedrückten Strange vereinigt, in welchem die drei Lumina ganz deutlich zu erkennen sind; am weitesten nach außen, also am nächsten dem Urnierengange, trifft man das Lumen des 24. Endkanals (E^{24}), daran schließt sich das des 25. und den Schluss macht das des 26. So sieht man also auf einem und demselben Querschnitt durch die Urniere Bestandtheile von nicht weniger als sechs Segmenten (dem 23.—28).

Bald darauf vereinigt sich die aus der Verschmelzung der Wände des 24., 25. und 26. Endkanals entstandene Platte mit der Leiste des Urnierenganges. Gleichzeitig senkt sich der 27. Endkanal tiefer herab und tritt mit dem medialen Rande der Platte in Verbindung. So kommt es also zur Bildung eines mächtigen, von oben nach unten zusammengedrückten und etwas schiefgestellten Stranges (Fig. 10), der im Allgemeinen aus zwei Zellschichten zusammengesetzt ist und zwischen denselben sechs Lumina enthält. Am weitesten nach außen ist das durch seine Größe ausgezeichnete Lumen des Urnierenganges gelegen; darauf folgen der Reihe nach die engen Lumina des 23.—26. Endkanals und den Schluss macht das Lumen des 27. Endkanals, das sich wieder durch seine größere Weite auszeichnet. Nach hinten zu verengt sich auch dieses Lumen wieder, wie überhaupt die Lumina aller Endkanäle von vorn nach hinten an Weite abnehmen.

Allmählich vereinigen sich dann die Lumina der Endkanäle mit dem Lumen des Urnierenganges, während sich gleichzeitig neue Endkanäle dem medialen Rande des Stranges anschließen. Da der Durchmesser der Lumina der Endkanäle ein sehr kleiner ist und

nur einen Bruchtheil der Dicke eines Schnittes beträgt, so ist die Einmündung in den Urnierengang immer nur sehr schwer zu sehen. Ich habe mich aber in einigen Fällen sicher davon überzeugt und glaube, dass sie stets vorhanden ist.

Nach hinten nimmt der Durchmesser des Urnierenganges allmählich zu. Diese Zunahme kommt nicht bloß auf Rechnung der Vergrößerung seines Lumens, sondern auch auf Rechnung der Dickenzunahme seiner Wand. Die Platte oder der Strang, welcher die letzten Endkanäle zusammenfasst und mit der Wand des Urnierenganges verbunden ist, rückt von der medialen Seite dieses Ganges allmählich auf seine dorsale Seite (vgl. Fig. 11). Die in dieser Figur dorsal von dem weiten Lumen des Urnierenganges sichtbaren fünf engen Lumina dürften dem 28. bis 32. Endkanal angehören. Schließlich nähern sich die beiden Urnierengänge, legen sich an einander und treten in eine von der dorsalen Wand der Kloake herabreichende Papille ein. Ihre Lumina bleiben aber bis an ihr Ende von einander getrennt. Die erwähnte Papille besitzt einen Überzug von platten Epithelzellen, zeigt aber keine Öffnung.

Dies ist leider der letzte männliche Embryo, von dem ich eine Querschnittserie besitze.

Ein anderer, etwas jüngerer Embryo von 24 mm Länge, den ich in Sagittalschnitte zerlegt hatte, zeigte wesentlich dieselben Verhältnisse, wie der eben beschriebene; nur waren die Unterschiede der einzelnen Abschnitte der Urniere noch nicht so scharf ausgeprägt.

Der nächste Embryo, von dem ich eine Querschnittserie besitze, war 27 mm lang; er gab sich sofort als Weibchen zu erkennen. Ich habe nur von der rechten Urniere dieses Embryo eine Rekonstruktion angefertigt und nach meiner Skizze die Fig. 2 Taf. XIX zeichnen lassen. In so weit der Verlauf der Tubuli contorti auf dieser und den folgenden Figuren schematisch angegeben ist, ist dies durch Punktirung kenntlich gemacht. — Die rechte Urniere bestand aus 32 Segmenten. Davon waren die ersten sieben im höchsten Grade rückgebildet und stellten nur einfache, gerade gestreckte Einsenkungen des Peritonealepithels dar. Sie waren an ihrem blinden Ende weder zu Urnierenbläschen erweitert, noch war eine Spur eines absteigenden Schenkels vorhanden. Am meisten von diesen sieben Kanälchen waren die ersten zwei rückgebildet, die sich von dem umgebenden Bindegewebe eigentlich nur durch eine etwas dichtere Stellung der Zellen abhoben. — Auch das achte und neunte Kanälchen waren noch stark rückgebildet; doch war wenigstens noch

eine Andeutung eines Urnierenbläschens und eines absteigenden Schenkels zu sehen. Erst am zehnten Urnierensegmente wurde das Urnierenbläschen größer und der absteigende Schenkel war, wenn auch zunächst noch undeutlich in einen Tubulus contortus und einen Endkanal differenzirt. Der Endkanal führte in den Anfang des Wolff'schen Ganges. Von da an nahm die Größe und Ausbildung der Urnierensegmente nach hinten mehr und mehr zu und die beiden hinteren Drittel der Urniere verhielten sich, abgesehen von gewissen Eigenthümlichkeiten der Endkanäle, wesentlich so, wie bei dem männlichen Embryo von 25,3 mm Länge (Taf. XIX Fig. 1). Das letzte Segment war wieder, wie in der Mehrzahl der Fälle, hochgradig rückgebildet; es war eigentlich nur durch ein kleines, gestieltes Bläschen vertreten, das weder mit der Leibeshöhle, noch mit dem Urnierengang in Verbindung trat.

Der letzte deutliche und zugleich auffallend große Trichter war der des 27. Segmentes; im 28. war nur auf der linken Seite noch ein deutlicher Trichter zu sehen; im 29. war der Trichter auf beiden Seiten undeutlich und im 30. war keine Spur eines solchen mehr vorhanden; wohl aber fand sich noch ein ziemlich weiter Trichterkanal. — Die Urnierenbläschen zeigten den Beginn einer Differenzirung, von der aber erst bei Besprechung des nächsten Stadiums die Rede sein soll. — Die Tubuli contorti waren stark gewunden, am stärksten in der Strecke vom 22. oder 23. bis zum 31. Segment. — Die Endkanäle zeigten folgendes Verhalten. Schon in der Höhe des Endkanals des 14. Segmentes beginnt an der dorsalen Wand des Urnierenganges eine Leiste, die, allmählich höher werdend, nach hinten zieht, um ungefähr zwischen 18. und 19. Segment aufzuhören. Mit dieser Leiste treten die Endkanäle des 14. bis 18. Segmentes in Verbindung. Ein Lumen ist in der letzten Strecke der Endkanäle und in der Leiste gewöhnlich nicht deutlich zu erkennen; wenn aber ein solches vorhanden ist, so kann man sich überzeugen, dass das Lumen eines Endkanals zunächst eine Strecke weit in der Leiste nach hinten zieht, um sich schließlich mit dem Lumen des Urnierenganges zu verbinden. Ich habe diese Leiste in dem Rekonstruktionsbild (Fig. 2 Taf. XIX) als Verdickung der medialen Wand des Urnierenganges dargestellt; in Wirklichkeit liegt sie aber, wie erwähnt, an der dorsalen Wand.

Darauf folgt eine Strecke von ungefähr fünf Segmenten, in welcher die Leiste derart unterbrochen ist, dass sie immer nur von der Verbindungsstelle eines Endkanals mit dem Urnierengang in

kurzer Ausdehnung nach hinten zieht, um allmählich flach auszulaufen. An der Verbindungsstelle des nächsten Endkanals beginnt dann die Leiste von Neuem, zieht wieder eine Strecke weit nach hinten, hört dann allmählich auf, sodann folgt wieder eine Verbindung eines Endkanals, eine Leiste und so fort in jedem Segment. Von der Verbindungsstelle des Endkanals des 23. Segmentes an wird aber die Leiste wieder kontinuirlich, wendet sich an die mediale Wand des Urnierenganges und nimmt nach hinten immer mehr an Höhe zu. Wie diejenigen Fälle, in welchen das Lumen des Endkanals in die Leiste und von dieser in den Urnierengang zu verfolgen ist, lehren, ist die Leistenbildung nur im Sinne einer Verschiebung der Einmündungsstellen der Endkanäle zu deuten. Nur geht diese Verschiebung im hinteren Drittel der Urniere beim Weibchen lange nicht so weit, als beim Männchen, und damit stimmt auch überein, dass die Leiste beim Weibchen außerordentlich viel niedriger ist, als beim Männchen. — Von der Theilung des Urnierenganges in den Wolff'schen und Müller'schen Gang soll später die Rede sein.

Die Urnierengänge der beiden Seiten legen sich hinten wieder an einander, ihre Lumina bleiben aber von einander getrennt und die Gänge treten in eine, von niedrigem Epithel bekleidete Papille, welche, wie beim Männchen, in die dorsale Wand der Kloake hineinragt.

Ein anderer Embryo von gleicher Länge zeigte wesentlich dasselbe Verhalten, wie der früher beschriebene von 25,3 mm Länge. Die vordersten Urnierenkanälchen waren also gut entwickelt, nur waren sie kurz und stark zusammengedrängt; aber sie standen alle mit dem Urnierengang in Verbindung. Auch das Verhalten der Endkanäle war, so viel sich dies nach der Sagittalschnittserie, in welche dieser Embryo zerlegt war, beurtheilen ließ, das gleiche, wie bei jenem Embryo. Der erwähnte Embryo von 27 mm Länge gab sich also wieder als Männchen zu erkennen.

Der nächste Embryo, der gleichfalls in Sagittalschnitte zerlegt war, hatte eine Länge von 28 mm. Die vordersten Urnierenkanälchen waren hochgradig rückgebildet und zeigten keine Spur einer Verbindung mit dem Urnierengang. Musste schon dieser Umstand den Schluss rechtfertigen, dass es sich um einen weiblichen Embryo handelte, so ergab sich derselbe auch aus dem Verhalten der Endkanäle, das sich ganz so gestaltete, wie bei dem zuletzt beschriebenen weiblichen Embryo. — Einen Schnitt durch den hinteren Theil der

rechten Urniere dieses Embryo habe ich auf Taf. XV Fig. 12 abgebildet. Es sind sieben Segmente getroffen und das Bild dient in erster Linie dazu, eine Vorstellung von der Richtung und dem Verlauf der Endkanäle zu geben.

Der nächst ältere Embryo hatte eine Länge von 30 mm. Die Rückbildung des proximalen Endes der beiden Urnieren und das Verhalten der Endkanäle ließen keinen Zweifel darüber zu, dass man es mit einem weiblichen Embryo zu thun hatte. Ich habe den Embryo in Querschnitte zerlegt und nach der Serie wieder die rechte Urniere rekonstruirt (Fig. 3 Taf. XIX). Die Urniere bestand aus 33 Segmenten; von diesen waren wieder die ersten sieben im höchsten Grade rückgebildet, zeigten keine Urnierenbläschen, keine absteigenden Schenkel und traten mit dem Urnierengang in keine Verbindung. — Die folgenden waren besser ausgebildet; sie wurden nach hinten allmählich größer und besaßen, wie bei den jüngeren Embryonen, im hinteren Drittel den höchsten Grad der Ausbildung. Nur das letzte Segment machte wieder eine Ausnahme, indem es auf ein kleines Bläschen reducirt war, das keine Verbindung mit dem Urnierengang fand. Die Trichter waren in der Mitte der Urniere und etwas hinter derselben am größten und das Cylinderepithel, das sie bekleidete, breitete sich noch etwas über die Umgebung aus. Vom 29. Segment an waren die Trichter geschlossen und an ihrer Stelle fand sich, dicht unter dem Epithel der Leibeshöhle, im 29. und 30. Segment ein kleines Bläschen, von welchem der Trichterkanal ausging. Diese bläschenförmigen Anfänge der Trichterkanäle lagen unmittelbar hinter einander (vgl. die Fig.). Es sind dies individuelle Eigenthümlichkeiten, denen wohl keine tiefere Bedeutung zugesprochen werden kann. — Die Urnierenbläschen hatten sich zu Malpighi'schen Körperchen umgebildet. Die ersten Anfänge dieser Umbildung waren, wie erwähnt, schon an etwas jüngeren Embryonen zu bemerken; aber erst jetzt kann man von wirklichen Malpighi'schen Körperchen sprechen. Diese sind aus den Urnierenbläschen dadurch entstanden, dass ihre Wand an einer Stelle durch eine Gefäßschlinge eingestülpt wurde. Die Stelle, wo dies geschieht, ist nicht bei allen Urnierenbläschen ganz genau dieselbe; bald wird die dorsale, bald die mediale Wand eingestülpt, oder aber es treibt die betreffende Gefäßschlinge, wie in dem auf Taf. XVII Fig. 12 abgebildeten Falle, das Epithel an der Grenze zwischen dorsaler und medialer Wand hervor. Nie aber erfolgt die Einstülpung an der lateralen oder ventralen Wand. Die dorsale und mediale und auch die vordere Wand

werden von einem einschichtigen Plattenepithel gebildet, aber trotzdem wird die, die Wand hervortreibende Gefäßschlinge nicht von einem Plattenepithel, sondern von Cylinderepithel bekleidet. Man gewinnt den Eindruck, als ob die Gefäßschlinge auf das Epithel einen Reiz ausübte, der die Zellen zur Vermehrung und Verlängerung zwänge. Von dem hinteren Ende der ventralen Wand, da wo diese mit der hinteren Wand zusammentrifft, geht der Tubulus contortus aus, der zunächst im Bogen nach hinten und oben zieht, um sich dann in mehrfache Schlingen zu legen, von denen einige sich über das Malpighi'sche Körperchen hinüberschieben (vgl. Fig. 12 *c*). Endlich geht der Tubulus contortus in den Endkanal über, der an der medialen Seite des Malpighi'schen Körperchens zum Urnierengang nach abwärts zieht (E^{25} Fig. 12).

Aber nicht in allen Segmenten sind die Urnierenbläschen in der auf Taf. XVII Fig. 12 dargestellten Weise zu Malpighi'schen Körperchen umgebildet. Vielmehr betrifft diese Umbildung nur das hintere Drittel der Urniere, das, wie wir schon früher gesehen haben, den anderen Abschnitten stets in der Entwicklung vorauseilt. Im 20. bis 22. Segment ist nur eine Andeutung einer Einstülpung des Urnierenbläschens zu sehen, und weiter vorn verhalten sich die Urnierenbläschen noch ganz eben so wie in früheren Stadien.

Das Verhalten der Endkanäle ist aus der Rekonstruktion ersichtlich. Die hinteren biegen, nachdem sie zwischen den Schlingen der Tubuli contorti steil nach abwärts gezogen sind, im stumpfen Winkel nach hinten um und treten mit der schon erwähnten Leiste an der medialen Seite des Urnierenganges in Verbindung. Die vorderen dagegen ziehen mehr direkt zum Urnierengang und die Leiste, mit der auch sie zum Theil in Verbindung treten, verflacht sich nach hinten wieder, bevor der nächste Endkanal an den Urnierengang herangetreten ist. —

Der nächste Embryo war 31 mm lang; er unterschied sich, abgesehen von dem Verhalten des Müller'schen Ganges, nur in untergeordneten Punkten von dem eben beschriebenen. Ich habe ihn gleichfalls in Querschnitte zerlegt und nach der Serie die Rekonstruktion auf Taf. XIX Fig. 4 angefertigt. Die rechte Urniere bestand aus 32 Segmenten. Die ersten sechs waren wieder im höchsten Grade rückgebildet; das siebente war besser entwickelt, ließ aber noch keine Verbindung mit dem Wolff'schen Gang erkennen; erst das achte trat mit diesem in Verbindung. — Die Trichter waren wieder in der Mitte und etwas hinter der Mitte der Drüse am besten

entwickelt; die letzten waren die größten und das Cylinderepithel, von dem sie ausgekleidet waren, breitete sich ziemlich weit über die Umgebung aus. Der letzte Trichter gehörte dem 28. Segment an. Das 29. und 30. Segment hatten zwar keinen Trichter, wohl aber einen sehr weiten Trichterkanal, welcher mit seinem blindgeschlossenen Ende bis dicht unter das Peritonealepithel reichte. Der Trichterkanal des 31. Segmentes war kurz und eng. Das 32. Segment hatte keinen Trichterkanal mehr, sondern war nur durch ein kleines Bläschen repräsentirt, das durch einen engen Kanal mit dem Ende des Urnierenganges in Verbindung trat. — Das Verhalten der Endkanäle war wesentlich dasselbe wie in dem früher besprochenen Fall.

Einen anderen Embryo von derselben Länge, gleichfalls ein Weibchen, hatte ich in Sagittalschnitte zerlegt. Dieser Serie ist der Schnitt der Fig. 7 Taf. XV entnommen, welcher bei *tu* das gemeinsame Ostium abdominale der beiden Tuben zeigt.

Leider besitze ich nur noch eine einzige Serie durch einen noch älteren Pristiurusembryo (von 34 mm Länge), die ich aber zur Untersuchung nicht verwenden konnte, da die Epithelien nicht so tadellos erhalten sind, als dies für die Beurtheilung der hier in Frage kommenden Verhältnisse nothwendig ist. Die Serien von älteren Scyllium-Embryonen (von 41, 53 und 61 mm Länge) kann ich desshalb nicht verwenden, weil sie unvollständig sind.

Ich habe nun noch ein paar Worte über die Bildung der sekundären Malpighi'schen Körperchen und über die Entwicklung des Müller'schen Ganges nachzuholen. — Über den ersten Punkt kann ich mich kurz fassen. Es ist mir trotz mehrfacher Bemühungen nicht gelungen, brauchbare Plattenmodelle einzelner Urnierensegmente älterer Stadien herzustellen. An dem Embryo von 25,3 mm Länge sieht man, wie bereits erwähnt wurde, im hinteren Drittel der Urniere von der medialen Seite der Urnierenbläschen, zwischen der Einmündung des Trichterkanals und dem Anfang des Tubulus contortus einen Strang abgehen, der lateral von dem Endkanal eben desselben Segmentes nach hinten zieht und sich an einer Stelle zu einem kleinen Bläschen erweitert. Dieser Strang ist auf der Abbildung des Plattenmodelles (Fig. 23 Taf. XVII) mit b^1 bezeichnet. Wie und wo der Strang hinten endigt, habe ich nicht mit Sicherheit herausbringen können. — Im mittleren Drittel der Urniere ist an Stelle des Stranges nur eine kleine, dem Urnierenbläschen medial ansitzende Knospe zu sehen. — Bei den Embryonen von 27 und

28 mm Länge war der Strang auch im mittleren Drittel der Urniere leicht aufzufinden, und namentlich die Sagittalschnitte erweckten den Eindruck, dass derselbe, nachdem er den Endkanal gekreuzt hat, mit der Vorderwand des nächstfolgenden Urnierenbläschens in Verbindung tritt. Im hinteren Drittel der Urniere scheint eine Verbindung des theilweise hohlen Stranges mit dem Endkanal eingetreten zu sein. Jedenfalls treten mit dem absteigenden Stück dieses Kanals bei Embryonen von 28 und mehr Millimeter Länge von vorn und hinten her Kanälchen in Verbindung (vgl. namentlich den dritten Endkanal von links auf Fig. 12 Taf. XV). Über das weitere Schicksal des Stranges kann ich nichts mittheilen. Wenn er, wie zu vermuthen ist, in der That mit der Bildung sekundärer MALPIGHI'scher Körperchen und davon ausgehender sekundärer Urnierenkanälchen in Zusammenhang zu bringen ist, so würden also diese durch Knospung aus den primären Urnierenbläschen den Ursprung nehmen.

Was den MÜLLER'schen Gang betrifft, so war von der Umbildung der Vornierenostien zum Ostium abdominale tubae und von der Verschmelzung der beiden Tubenostien schon im zweiten Kapitel die Rede. Die vier Stadien der Bildung des MÜLLER'schen Ganges, welche uns in den Rekonstruktionsbildern der Taf. XIX entgegentreten, lassen wohl keinen Zweifel darüber zu, dass der MÜLLER'sche Gang, abgesehen von seinem vordersten Ende, durch eine von vorn nach hinten fortschreitende Theilung des primären Urnierenganges entsteht. Es theilt sich also der primäre Urnierengang, der selbst aus dem Vornierengang hervorgegangen ist, der Länge nach in den sekundären Urnierengang, für welchen allein vielleicht der Ausdruck »WOLFF'scher Gang« zu reserviren wäre, und in den MÜLLER'schen Gang. Im jüngsten, von mir untersuchten Stadium (Fig. 1 Taf. XIX) reichte der MÜLLER'sche Gang bis ungefähr in die Höhe des 7. Urnierensegmentes; im zweiten Stadium (Fig. 2) bis zur Mitte zwischen 17. und 18., im dritten (Fig. 3) bis zum 26. und im vierten (Fig. 4) bis zum 29. Segment. An den betreffenden Stellen traten also WOLFF'scher Gang und MÜLLER'scher Gang zum primären Urnierengang zusammen. Die Verbindung erfolgt stets in der Weise, dass sich die Lumina der beiden Gänge vereinigen. Nie hört das Lumen des MÜLLER'schen Ganges nach hinten zu auf und nie setzt er sich in eine Leiste des primären Urnierenganges fort. Von der Art der Verbindung der beiden Gänge bei dem männlichen Embryo von 25,3 mm Länge war schon früher die Rede (vgl. Fig. 7 Taf. XVII). Wie die Verbindung bei dem weiblichen Embryo von 27 mm Länge

erfolgt, ist aus Fig. 13 Taf. XVII zu entnehmen; man sieht auch hier wieder bei hoher Einstellung die beiden Gänge von einander getrennt und zwischen den beiden Lumina eine dünne Brücke, und man kann sich mit voller Sicherheit durch Tieferstellen des Tubus überzeugen, dass die Lumina thatsächlich in einander fließen. Auf dieses Verhalten ist, wie früher, in der Figur Rücksicht genommen. — Die nächste Figur (Fig. 14 Taf. XVII) zeigt die Verbindung der beiden Gänge bei dem Embryo von 30 mm Länge und die Fig. 15 dieselbe bei dem Embryo von 31 mm Länge. Wesentlich dasselbe lehren auch meine Querschnittserien von Torpedo ocellata und marmorata; man darf daher wohl sagen, dass die Theilung des primären Urnierenganges dort den Anfang macht, wo die ersten Urnierenkanälchen in denselben einmünden und dass sie von hier nach hinten fortschreitet.

Aus den mitgetheilten Thatsachen geht hervor, dass wir an der Urniere der Selachier nach der Art ihrer weiteren Ausbildung drei Abschnitte zu unterscheiden haben. Der erste Abschnitt ist der kürzeste; er ist in beiden Geschlechtern verschieden entwickelt und diese Verschiedenheit setzt uns in den Stand, schon in ganz jungen Stadien, lange bevor sich andere sexuelle Differenzen ausgebildet haben, die beiden Geschlechter mit Sicherheit von einander zu unterscheiden. Beim weiblichen Geschlecht verfällt dieser Abschnitt sehr bald einer Rückbildung; seine Kanälchen gehen keine Verbindung mit dem Urnierengang ein und gehen bis auf ganz unscheinbare Reste zu Grunde. Ob sich solche auch noch beim erwachsenen Thiere finden, habe ich aus der Arbeit Semper's nicht entnehmen können; sie würden, wenn sie vorhanden wären, als Parovarium aufzufassen sein. — Beim Männchen ist der erste Abschnitt der Urniere viel besser ausgebildet. Wenn auch seine Kanälchen keine so weitgehende Differenzirung erfahren wie die Kanälchen des zweiten und dritten Abschnittes, so erleiden sie doch keine eigentliche Rückbildung, sondern bleiben nur auf einer frühen Entwicklungsstufe stehen. Sie treten, wie die Kanälchen der beiden hinteren Abschnitte, mit dem Urnierengang in offene Verbindung. Wie aus den Untersuchungen Semper's über den Bau des Urogenitalsystems der erwachsenen Selachier hervorgeht, entwickelt sich dieser Abschnitt beim Männchen zum Nebenhoden, indem in späteren Stadien die Urnierenkanälchen mit der Anlage des Hodens in Verbindung treten und dadurch zu Vasa efferentia testis werden. — Der erste Abschnitt der Urniere umfasst in beiden Geschlechtern etwa sieben bis neun Segmente.

Der zweite und dritte Abschnitt der Urniere stellen die eigentliche harnbereitende Drüse dar, und so sehr man berechtigt ist, dem ersten Abschnitt eine Sonderstellung einzuräumen, so wenig ist man meiner Ansicht nach berechtigt, die beiden hinteren Abschnitte einander scharf gegenüberzustellen. Die letzteren unterscheiden sich zunächst und in erster Linie nur durch den verschiedenen Grad ihrer Ausbildung von einander, und das eigenthümliche Verhalten der Ausführungsgänge oder Endkanäle der einzelnen Segmente kann in Anbetracht der sonstigen principiellen Übereinstimmung erst in zweiter Linie in Betracht kommen. In beiden Abschnitten ist jedes Urnierenkanälchen in vier Strecken gesondert: 1) den mit oder ohne Trichter beginnenden Trichterkanal, 2) das Malpighi'sche Körperchen, 3) den Tubulus contortus und 4) den Endkanal. Der zweite Abschnitt unterscheidet sich vom dritten zunächst durch die geringe Größe aller seiner Theile und charakterisirt sich ferner dadurch, dass die Endkanäle nach kurzem Verlaufe in den Urnierengang münden. Er besteht aus 12—14 Segmenten, ist also beträchtlich länger als der erste Abschnitt. Der dritte Abschnitt ist etwas kürzer, indem er nur aus 10—12 Segmenten besteht; aber trotzdem stellt er in Folge der mächtigen Entfaltung der einzelnen Segmente den wichtigsten Theil der ganzen Drüse dar. Auch an ihm lässt sich eine geschlechtliche Differenzirung erkennen. Diese kommt in dem Verhalten der Endkanäle zum Ausdruck. Obwohl dieselben auch beim Weibchen beträchtlich in die Länge wachsen und ihre Einmündungsstellen in den Urnierengang sich in caudaler Richtung verschieben, so geschieht dies doch bei Weitem nicht in dem Grade wie beim Männchen. Der Sinn dieser Verschiedenheit liegt klar zu Tage. Beim Weibchen werden die Geschlechtsprodukte, die Eier, durch einen eigenen, der ganzen Länge nach vom Urnierengang getrennten Kanal, den Müller'schen Gang, abgeleitet; beim Männchen dagegen werden die Geschlechtsprodukte, das Sperma, vom Urnierengang abgeleitet und es wird ihnen auf diesem Wege eine gewisse Menge Harns beigemischt. Das eigenthümliche Verhalten der Endkanäle bringt es nun aber mit sich, dass nur der Harn des vorderen, weniger entwickelten Theiles der Drüse beigemischt werden kann, während der des hinteren Theiles, dessen Menge gewiss eine ungleich größere ist, von den Geschlechtsprodukten getrennt bleibt. So erblicken wir also in dem eigenthümlichen Verhalten der Endkanäle des Männchens eine Schutzvorrichtung, welche im innigsten ursächlichen Zusammenhang mit der Erhaltung der Art steht. —

Indem ich nun zur Besprechung der Litteratur übergehe, bemerke ich, dass ich es absichtlich vermieden habe, der üblichen Nomenklatur zu folgen; ich habe die alten Bezeichnungen nur dort beibehalten, wo mir die Möglichkeit von Missverständnissen ganz ausgeschlossen zu sein schien.

Wie ich der Arbeit Semper's entnehme, hat Hyrtl bei Chimaera nur den hinteren Abschnitt des »Drüsentheils der Niere« als eigentliche Niere angesehen, den vorderen dagegen als »Leydig'sche Drüse« bezeichnet und zu jenem in Gegensatz gebracht. Leydig selbst kennt diesen Gegensatz nicht. Stannius hat wieder den Gegensatz beider Abschnitte der Niere festgehalten. Obwohl nun Semper selbst betont, dass die beiden Abschnitte »in absolut indentischer Weise« entstehen und daher vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte kein Grund vorhanden wäre, sie von einander zu scheiden, so hält er doch an der Unterscheidung Hyrtl's und Stannius' fest. Er stützt sich dabei auf das Verhalten der Ausführungsgänge; da beim Männchen der Ausführungsgang der vorderen Abtheilung der Niere zum Samenleiter wird, während die Ausführungsgänge der hinteren Abtheilung immer Harnleiter bleiben, hält er es für zweckmäßig, den vorderen Abschnitt der Drüse als Leydig'sche Drüse und ihren Ausführungsgang als Leydig'schen Gang, den hinteren Abschnitt dagegen als eigentliche Niere (oder »sogenannte Niere«) und ihre Ausführungsgänge als Harnleiter oder Ureteren zu bezeichnen. — In ähnlicher Weise verfährt Balfour; nur nennt er den vorderen Abschnitt der Drüse und nur diesen allein Wolff'schen Körper und stellt diesen in einen gewissen Gegensatz zur eigentlichen Niere (kidney proper). Dass durch diese Unterscheidung leicht eine Verwirrung entstehen kann, liegt, wie mir scheint, klar auf der Hand. Erstens sollte man bei derartigen Erörterungen nicht einzig und allein das Verhalten beim Männchen zur Richtschnur nehmen und zweitens sollte meiner Ansicht nach der Ausdruck Ureter ausschließlich für den Ausführungsgang der Nachniere oder des Metanephros der Amnioten reservirt bleiben. Durch die übliche Nomenklatur wird leicht der Verdacht wachgerufen, dass die Selachier wirkliche Ureteren im letzterwähnten Sinne besitzen und dass daher die »eigentliche Niere« der Nachniere der Amnioten homolog sei. Ich habe daher für die Ausführungsgänge der einzelnen Segmente der Urniere die Bezeichnung Endkanäle gewählt und halte es für ganz überflüssig, die Endkanäle der beiden Abschnitte der Niere mit besonderen Namen zu belegen. Will man für die beiden Abschnitte der ersteren besondere

Namen, so kann man sie als Vorderniere und Hinterniere bezeichnen, aber man sollte den Ausdruck »eigentliche Niere« ganz vermeiden. Denn es ist doch bisher von Niemandem bezweifelt worden, dass auch der vordere, auf den Nebenhoden folgende Abschnitt der Niere ein harnbereitendes Organ ist.

Semper nennt die von mir so genannten Trichterkanäle »Segmentalgänge«, ein Ausdruck, der an sich ganz zutreffend wäre, den ich aber desshalb vermieden habe, weil Balfour als »segmental duct« den Vornierengang, beziehungsweise den primären Urnierengang bezeichnet; auch verbindet Semper mit seinem Ausdruck die Vorstellung, dass die »Segmentalgänge« der Selachier den »Segmentalorganen« der Anneliden morphologisch gleichwerthig seien. Balfour bezeichnet die Trichterkanäle als »segmental tubes«; auch dieser Ausdruck ist an sich ganz zweckmäßig und ließe sich mit Segmentalröhrchen übersetzen; aber Balfour nennt zuerst die ganzen Urnierenkanälchen »segmental tubes« und schränkt später, bei älteren Embryonen, diesen Ausdruck auf die erste Strecke der Urnierenkanälchen, den Trichterkanal, ein. Gewiss haben auch Andere außer mir dies bei der Lektüre seiner Arbeit als Übelstand empfunden.

Balfour schildert die Weiterbildung der Urniere der Hauptsache nach folgendermaßen. Die Urnierenkanälchen nehmen zunächst eine Λ-förmige Gestalt an, mit einem vorderen Schenkel, der sich in die Leibeshöhle öffnet, und einem hinteren Schenkel, der sich mit dem Urnierengang verbindet (Stadium *L*). Nachdem diese Verbindung eingetreten ist, bilden sich an jedem Kanälchen vier Abschnitte aus. Diese entsprechen den vier auch von mir unterschiedenen Strecken jedes Kanälchens; wie sie entstehen, wird nicht gesagt. Balfour giebt sodann ganz richtig an, dass die weiteren Veränderungen hauptsächlich in einer Verlängerung des dritten Abschnittes bestehen, der sich in einen Tubulus contortus umwandelt und die Hauptmasse eines jeden Segmentes der Urniere bildet. Auch hier hat Balfour die Details nicht untersucht. Eigenthümlich ist die Darstellung der Bildung der Malpighi'schen Körperchen. Nach Balfour soll jedes Urnierenbläschen (ungefähr im Stadium *O*) in proximaler und distaler Richtung auswachsen; der distale Theil soll zum Malpighi'schen Körperchen werden, der proximale mit dem vierten Abschnitt des vorhergehenden Segmentes in Verbindung treten. An der Stelle, wo sich diese Verbindung herstellt, soll sich ein sekundäres Malpighi'sches Körperchen bilden. Die ganze Darstellung macht den Eindruck von Unsicherheit und Balfour selbst

hebt hervor, dass hier noch manche Frage zu lösen sei. — Dieser Darstellung gegenüber kann ich mit voller Bestimmtheit angeben, dass die MALPIGHI'schen Körperchen nicht aus einem Auswuchs der Urnierenbläschen, sondern aus diesen selbst hervorgehen. In Beziehung auf die Bildung der sekundären MALPIGHI'schen Körperchen haben, wie erwähnt, auch meine Untersuchungen zu keinem befriedigenden Resultat geführt und ich verweise zur Beurtheilung der Angaben BALFOUR's auf das früher Gesagte.

Zwischen dem Stadium *M* und *N* beginnen sich nach BALFOUR an den hintersten zehn bis elf Segmenten des ursprünglich einheitlichen Organs Veränderungen zu vollziehen, welche dahin führen, dass sie sich von den vorderen Segmenten als eine distinkte Drüse trennen, die BALFOUR als kidney proper von den unveränderten vorderen Segmenten, die den WOLFF'schen Körper bilden, unterscheidet. Diese Veränderungen der zehn bis elf hintersten Segmente betreffen bloß den vierten Abschnitt eines jeden Segmentes, der sich nach hinten verlängert und sich dabei im Anschluss an den WOLFF-schen Gang in caudaler Richtung verschiebt. Diese in die Länge gezogenen vierten Abschnitte der genannten Nierensegmente bezeichnet BALFOUR, wie SEMPER, als Ureteren und stellt sich vor, dass sich bei ihrer Verlängerung die ursprünglichen Einmündungsstellen schließen und dafür weiter hinten neue bilden. So konnte es kommen, dass WIEDERSHEIM in seinem Lehrbuche der vergleichenden Anatomie (II. Aufl.) einmal von einem »Sichlosreißen« der Urnierenkanälchen von ihren ursprünglichen Einmündungsstellen und von einem Wiederöffnen ins hintere Ende des sekundären Urnierenganges (beim Weibchen) oder in den Sinus urogenitalis (beim Männchen) sprechen konnte. Die Darstellung BALFOUR's lässt sich nicht gut im Auszuge wiedergeben und ich will sie daher in Anbetracht der principiellen Wichtigkeit des Gegenstandes wörtlich hierhersetzen.

BALFOUR sagt (pag. 273): »During stages *M* and *N* the ureters elongate considerably, and since the foremost ones grow the most rapidly, they soon come to overlap those behind. As each ureter grows in length it remains an incomplete tube, and its lumen, though proportionately prolonged, continues to present the same general relations as at first. It is circumscribed by its proper walls only dorsally and laterally; its floor being formed in the case of the front ureter by the Wolffian duct, and in the case of each succeeding ureter by the dorsal wall of the ureter in front. This is most easily seen in longitudinal sections« etc. Später (pag. 274) heißt

es: »Most of the ureters continue to end blindly at the close of stage *N*, and appear to have solid posterior terminations like that of the Müllerian duct in Birds.« »By stage *O* all the ureters have become prolonged up to the cloacal end of the Wolffian duct, so that the anterior one has a length equal to that of the whole kidney proper. For the most part they acquire independent openings into the end section of the Wolffian duct, though some of them unite together before reaching this.« Balfour erwähnt auch die Leiste des Urnierenganges »in which there are a series of perforations representing the separate lumens of the ureters«.

In dieser Darstellung sind richtige Beobachtungen und irrige Deutungen so bunt durch einander gemengt, dass es nur für Denjenigen, der die Objekte aus eigener Anschauung kennt, möglich ist, Beobachtung und Deutung aus einander zu halten. Von einem Verschluss der primären Einmündungsöffnungen und einer späteren Neubildung von solchen kann keine Rede sein. Der ganze Process beruht auf einer Wachsthumsverschiebung; die Endkanäle legen sich an einander, ihre Wände verschmelzen und bilden eine dem Urnierengang aufsitzende Leiste und ihre Einmündungen in den Urnierengang verschieben sich in distaler Richtung. An Sagittalschnitten kann es vielleicht das eine oder andere Mal den Anschein bekommen, als ob die ventrale Wand der Endkanäle fehlte und durch die dorsale Wand der benachbarten Kanäle ersetzt würde; da aber die Leiste, welche die Lumina der Endkanäle enthält, dem Urnierengange schief oder höchstens am hintersten Ende nahezu senkrecht aufsitzt, so sind Sagittalschnitte zur Untersuchung des Verhaltens der Lumina der Endkanäle durchaus ungeeignet.

Eben so wenig kann ich Balfour in Betreff des Verhaltens der Müller'schen Gänge beistimmen. Balfour sagt, man sollte meinen, dass dort, wo Müller'scher und Wolff'scher Gang sich vereinigen, auch ihre Lumina in einander fließen. Dies sei aber keineswegs sicher und »it seems quite possible, that the lumen of the oviduct never does open into that of the segmental duct« (pag. 266). Es sei ganz wohl möglich, dass der hintere Theil des Oviducts sich als eine nahezu solide Leiste entwickle, die sich von der unteren Seite des primären Urnierenganges (segmental duct) abspalte und in welche im äußersten Falle ein ganz enger Theil des Lumens des letzteren hineinreiche (pag. 267). Ich habe meine Serien daraufhin möglichst genau untersucht und mich, wie oben aus einander ge-

setzt wurde, mit aller Sicherheit überzeugt, dass die Lumina der beiden Gänge sich mit einander vereinigen.

Semper hat gefunden, dass beim Männchen von Pristiurus zehn, beim Weibchen zwölf Trichterpaare vorhanden sind. Er hat aber nicht angegeben, wie viele Exemplare er daraufhin untersucht hat, und es bleibt daher die Möglichkeit offen, dass hier individuelle Variationen vorlagen und dass im Allgemeinen die Zahl der Trichter in beiden Geschlechtern die gleiche sei. »Das hinterste Trichterpaar steht beim Erwachsenen ungefähr 2 cm von der Afteröffnung entfernt, das vorderste entspricht ungefähr dem Hinterrand des vorderen Mesenteriums. Sie stehen überall in so ziemlich gleichen Abständen von etwa 3 mm; .... sie wechseln meist mit einander ab, so dass die zwei demselben Körpergliede rechts und links angehörigen Trichter sich schräg gegenüber stehen.« Es sind demnach beim erwachsenen Thier erheblich weniger Trichter vorhanden, als bei den ältesten von mir untersuchten Embryonen. Aber diese Thatsache widerspricht selbstverständlich meinen Beobachtungen nicht; denn wir haben gesehen, dass sich in späteren Stadien einzelne Trichter schließen und es darf aus der Beobachtung Semper's wohl der Schluss gezogen werden, dass dieser Process noch erheblich weiter geht, als es von mir festgestellt werden konnte.

Auffallend ist, was Semper über den proximalen Theil der Urniere von Pristiurus, der sich zum Nebenhoden entwickelt, sagt. An einer Stelle (pag. 249) heißt es, dass nur ein einziges Vas efferens vorhanden sei, an einer anderen (pag. 212) dagegen, dass drei Ausführungsgänge existiren. Solcher Widersprüche finden sich übrigens bei Semper noch in größerer Zahl und sie dürften wohl daraus zu erklären sein, dass er den Anfang seiner Arbeit schon vergessen hatte, als er das Ende schrieb. Semper war sich wohl selbst über die Zahl der Vasa efferentia nicht klar; ich möchte seine beiden Angaben mit der Bemerkung zusammenhalten, dass bei Pristiurus das Vorderende der »Leydig'schen Drüse« wegen des vielen Pigmentes schwer zu verfolgen sei (pag. 216). Vielleicht war aus demselben Grunde auch die Zahl der Vasa efferentia testis nicht genau zu ermitteln. Ich kann also in der Angabe Semper's keinen Widerspruch mit meinen Beobachtungen erblicken. Möglicherweise gehen übrigens noch einige Kanälchen des proximalen Endes der Urniere in späteren Stadien beim Männchen wieder zu Grunde.

Balfour giebt einmal gelegentlich an, dass der Wolff'sche Körper beim Männchen länger sei, als beim Weibchen; es ist aber

aus seiner Darstellung nicht zu entnehmen, ob er damit bloß den mittleren Abschnitt der Drüse, die »Leydig'sche Drüse« Semper's, die Balfour später allein als Wolff'schen Körper bezeichnet, oder aber die ganze primitive Urniere meint. Im letzteren Fall würde seine Angabe unter der Voraussetzung verständlich sein, dass er die vordersten, hochgradig rückgebildeten Urnierenkanälchen des Weibchens übersehen hat. Diese Annahme findet darin eine Stütze, dass er die Rückbildung dieses Abschnittes der Urniere des Weibchens nicht erwähnt. Die eigentliche harnsecernirende Drüse ist in beiden Geschlechtern ungefähr gleich gut ausgebildet. Ein gegentheiliges Verhalten wäre auch kaum verständlich, da man sonst annehmen müsste, dass die Harnausscheidung in beiden Geschlechtern eine verschieden lebhafte sei.

VI. Über die erste Entwicklung der Keimdrüsen.

In seiner Monographie der Selachierentwicklung hat Balfour eigenthümliche, durch ihre Größe, ihre Form, den Körnchenreichthum ihres Protoplasmas und die Beschaffenheit ihres Kernes ausgezeichnete Zellen beschrieben, die er als »primitive ova« bezeichnete und von denen er angab, dass sie »give rise to both the male and female generative products«. Er giebt auf pag. 130—136 des genannten Werkes eine ungemein sorgfältige Beschreibung dieser Ureier, aus welcher ich nur einige Stellen hervorhebe. Nach Balfour sollen die Ureier, oder wie ich sie lieber nennen will, die Urkeimzellen zwischen den Stadien *I* und *K* in die Erscheinung treten. Ich bemerke dazu, dass nach der von ihm gegebenen Normentafel der Embryo im Stadium *I* drei Kiemenfurchen und ungefähr 46 Urwirbel besitzen soll, eine Angabe, die ich schon im ersten Theil meiner Mesodermarbeit kritisirt habe. Die Urkeimzellen »are confined to the region, which extends posteriorly nearly to the end of the small intestine and anteriorly to the abdominal opening of the segmental duct«. »The portion of mesentery, in which the primitive ova are most densely aggregated, corresponds to the future position of the genital ridge, but the other positions occupied by ova are quite outside this. Some ova are in fact situated on the outside of the segmental duct and segmental tubes, and must therefore effect a considerable migration before reaching their final positions in the genital ridge on the inner side of the segmental duct.«

Später haben Rückert und van Wijhe die Untersuchung dieser

Urkeimzellen wieder aufgenommen und Rückert hat gefunden, dass sich eine Anzahl derselben auch noch im ventralen Abschnitt der Urwirbel findet. Er hat für diesen Abschnitt die Bezeichnung Gonotom oder zusammen mit seinem Nephrotom die Bezeichnung Gononephrotom in Vorschlag gebracht. Van Wijhe hat sich im Wesentlichen den Angaben Rückert's angeschlossen. — Darauf habe ich in meiner ersten Abhandlung über das Mesoderm diese Urkeimzellen genauer beschrieben, auf Taf. X Fig. 7 und 8 abgebildet und die Angabe Rückert's bestätigt, dass ein Theil der Urkeimzellen noch im Bereiche der Urwirbel gelegen sei. — So weit schien die Angelegenheit bis zu einem gewissen Abschlusse gebracht zu sein, als im Jahre 1894 Minot[1] einen Aufsatz unter dem Titel »Gegen das Gonotom« veröffentlichte, in welchem er die Angaben Rückert's und van Wijhe's einer, wie er selbst sagt, »schroffen Kritik« unterzog. Ohne Balfour's und meine Beobachtungen zu kennen, stellte er die Behauptung auf, dass die Urkeimzellen später wieder verschwinden, »noch lange vor der Differenzirung der wirklichen Ureier«. Zugleich sprach er die Vermuthung aus, dass die »theoretische Erklärung dieser Zellformen« »wahrscheinlich durch Betheiligung zur Zelltheilung zu suchen« sei; doch müsste dies erst »durch gewissenhafte Untersuchung« sichergestellt werden. Diese gewissenhafte Untersuchung ist Minot schuldig geblieben. Ich werde auf die Behauptung Minot's — eine ernste Untersuchung liegt ihr nicht zu Grunde — weiter unten nochmals zurückkommen und will vorerst meine eigenen Beobachtungen in Kürze mittheilen.

Der jüngste Embryo von Pristiurus, bei welchem ich Urkeimzellen finden konnte, hatte 18 Urwirbel; er war also sehr viel jünger, als die jüngsten Embryonen, an welchen diese Zellen bisher nachgewiesen wurden. Ja, ich kann die Möglichkeit nicht ausschließen, dass selbst bei noch jüngeren Embryonen schon Urkeimzellen vorkommen. Bei dem erwähnten Embryo fanden sie sich in ziemlich großer Zahl in der hinteren Rumpfhälfte, ventral von den letzten Urwirbeln, sowohl in der Splanchnopleura, als Somatopleura, dagegen nicht in den Urwirbeln.

Bei einem Embryo von 26—27 Urwirbeln waren einige Segmente hinter der Vornierenanlage zunächst einzelne zerstreute, dann aber dichter gehäufte Urkeimzellen hauptsächlich in der Splanchnopleura,

---

[1] Charles Sedgwick Minot, Gegen das Gonotom. Anatom. Anzeiger. Bd. IX. 20. Januar 1894.

aber auch vereinzelt in der Somatopleura, dagegen nicht in den Urwirbeln vorhanden. Hinter der Urwirbelregion fehlten sie.

Bei einem Embryo von 33 Urwirbeln waren die Urkeimzellen eben so vertheilt; desgleichen bei einem Embryo von 34 Urwirbeln, nur schienen hier einzelne Urkeimzellen den ventralen Theilen der Urwirbel anzugehören.

Bei einem Embryo von 42 Urwirbeln fanden sich die ersten Urkeimzellen wieder wenige Segmente hinter der Vorniere; auch hier lagen sie hauptsächlich in der Splanchnopleura, doch waren immerhin auch einzelne in der Somatopleura gelegen; in der letzteren lagen sie mehr im dorsalen als im ventralen Theil. In den ventralen Enden der Urwirbel konnte ich nur eine geringe Zahl von Urkeimzellen auffinden. — Das Gleiche gilt von einem anderen Embryo desselben Alters, jedoch waren in den Urwirbelkommunikationen etwas mehr Urkeimzellen vorhanden.

Noch mehr waren hier bei einem Embryo von 44 Urwirbeln zu finden; sie waren zwischen den kubischen oder cylindrischen Zellen unregelmäßig vertheilt. Wesentlich dasselbe Verhalten zeigte ein Embryo von 45 Urwirbeln. Die Urkeimzellen begannen wieder einige Segmente hinter der Vorniere, traten zuerst nur in vereinzelten Exemplaren auf, nahmen dann an Zahl zu, waren in der Splanchnopleura zahlreicher, als in der Somatopleura, und waren auch in den ventralen Theilen der Urwirbel leicht aufzufinden. — Ganz eben so verhielt sich ein Embryo von 46 Urwirbeln.

Von den folgenden Embryonen habe ich wieder Rekonstruktionen auf Millimeterpapier angefertigt, jeden Schnitt notirt und die Vertheilung der Urkeimzellen eingetragen.

Embryo von 52 Urwirbeln: In der Höhe des 13. und 14. Urwirbels nur je eine Urkeimzelle in der Splanchnopleura; im 15. Segment zusammen auf beiden Seiten vier Urkeimzellen, dann wurden sie zahlreicher, reichten aber nicht über das 25. Segment nach hinten. Neben der Kloake trat in der Cutislamelle eines Urwirbels, ziemlich weit von dem ventralen Urwirbelrande entfernt, plötzlich wieder eine Urkeimzelle auf.

Embryo von 55 Urwirbeln: Die ersten Urkeimzellen fanden sich in der Höhe des 13. Segmentes; sie wurden bald zahlreicher, im 23. oder 24. Segment nahm ihre Zahl wieder ab und im 25. und 26. waren nur mehr ganz vereinzelte zu sehen. Ihre Lage war dieselbe, wie bei jüngeren Embryonen.

Embryo von 65 Urwirbeln: Die ersten Urkeimzellen lagen an der

Grenze zwischen 15. und 16. Segment; im 16., 17. und 18. waren sie noch sehr spärlich, nahmen dann an Zahl sehr zu und fanden sich hauptsächlich in der Radix mesenterii; im 28. Segment wurden sie spärlicher, nahmen dann rasch nach hinten ab und im 31. war nur mehr auf einer Seite eine vereinzelte Zelle zu sehen.

Embryo von ungefähr 78 Urwirbeln: Die ersten, vereinzelten Urkeimzellen lagen im 13. Segment. Nach hinten nahmen sie sehr rasch an Zahl zu. Sie fanden sich fast ausschließlich im Mesenterium, vor Allem an der Wurzel desselben, und waren hier oft so dicht gehäuft, dass sie einen kleinen Buckel hervortrieben. Im 24. oder 25. Segment wurden sie spärlicher, im 26. waren nur mehr wenige vorhanden und im 27. und 28. fand sich nur noch je eine in der Radix mesenterii. Im 25. und 26. Segment war je eine Urkeimzelle in der Somatopleura, ziemlich weit dorsal, gelegen; sonst gehörten alle der Splanchnopleura, und zwar, wie gesagt, der Radix mesenterii an.

Embryo von ungefähr 83 Urwirbeln: Die ersten, allerdings noch sehr spärlichen Urkeimzellen lagen hier schon im 11. Segment. Ungefähr im 13. oder 14. begann eine Falte an der Radix mesenterii, medial von den Urnierentrichtern, welche kontinuirlich oder doch nur mit geringen und unerheblichen Unterbrechungen nach hinten zog, im 18.—20. Segment ihre größte Höhe erreichte und sich darauf allmählich abflachte, um im 23. Segment zu verschwinden. Die Falte bestand fast ganz aus Urkeimzellen. Solche waren auch hinter der Falte noch in der Radix mesenterii zu sehen, bis sie im 26. Segment aufhörten. Im 27. Segment war keine Urkeimzelle vorhanden, wohl aber trat im 28. wieder eine auf der rechten Seite auf.

Embryo von 87 Urwirbeln: Bei diesem Embryo fanden sich schon im 10. Segment ein paar Urkeimzellen an der rechten Seite des Mesenteriums, an der linken aber nicht, im elften Segment waren rechts zwei oder drei, links keine vorhanden; im zwölften Segment beiderseits zwei bis drei; eben so im 13.; vom 14. an mehrten sie sich und im 15. trat rechts ein niedriger Wulst auf, der fast nur aus Urkeimzellen zusammengesetzt war. Bald darauf verschwand der Wulst wieder, um im 17. Segment abermals aufzutreten, dann etwas höher zu werden und im 20. wieder zu verschwinden. Linkerseits war nur im 19. und 20. Segment eine Andeutung eines solchen Wulstes vorhanden. In den zwei nächsten Segmenten fanden sich zwar noch viele Urkeimzellen, aber kein Wulst mehr; nur dort, wo sie sich häuften, trat die Stelle wieder wulstartig hervor. Vom 23. Segment an wurden die Zellen spärlicher und im 27. war links

nur mehr eine einzige, rechts keine vorhanden; eben so kam auch noch im 28. Segment ganz vorn eine Urkeimzelle vor. In den folgenden Segmenten fehlten sie.

Embryo von ungefähr 94 Urwirbeln: Auch hier traten einzelne Urkeimzellen schon dicht hinter dem Vorderende der Urniere auf; die ersten im elften Segment (zwei rechts, eine links im Mesenterium), darauf im zwölften Segment (eine rechts im Mesenterium, zwei rechts in der dorsalen Wand der Leibeshöhle, eine links ebenda); im 13. Segment wurden sie zahlreicher; sie fanden sich sowohl in der Radix mesenterii, als in der dorsalen Wand der Leibeshöhle; ganz eben so im 14. Segment. Am Anfang des 15. Segmentes begann die Keimdrüsenfalte, die nach hinten allmählich an Höhe gewann. Sie war um eine Spur weiter lateralwärts gelegen, als bei den nächstjüngeren Embryonen und erhob sich daher ziemlich genau in der Mitte zwischen dem Abgang des Gekröses und den Urnierentrichtern. Es hängt dies mit einer Verbreiterung der dorsalen Wand der Leibeshöhle zusammen. Im 18. oder 19. Segment wurde die Falte wieder niedriger, trat aber sofort wieder schärfer hervor, sobald die Zahl der Urkeimzellen sich mehrte. Im 21. Segment hatte die Falte schon sehr an Höhe verloren und im 22. verschwand sie. Es fanden sich aber noch in ein paar Segmenten ziemlich zahlreiche Urkeimzellen; diese wurden erst im 25. Segment erheblich spärlicher; im 26. und 27. waren noch je drei, im 28. nur noch eine einzige und zwar auf der rechten Seite vorhanden. Weiter hinten fehlten sie. — Einzelne der in der dorsalen Leibeshöhlenwand gelegenen Zellen waren ziemlich weit nach der Seite verschoben.

Embryo von mindestens 100, aber nicht viel mehr Urwirbeln: Die ersten Urkeimzellen fanden sich im 12. Segment, allerdings nur eine rechts und links im Mesenterium. Im 13. Segment konnte ich links keine, rechts nur zwei auffinden. Im 14. oder 15. begann die Keimdrüsenfalte, die aber zunächst nur wenige Urkeimzellen enthielt. Die Zahl derselben war bei diesem Embryo überhaupt keine sehr große. Ungefähr im 18. Segmente wurde die Falte wieder niedriger, bald darauf aber nochmals höher und hörte ungefähr im 22. oder 23. Segment auf. Die rechte war etwas länger, als die linke. Die letzten Urkeimzellen fanden sich im 27. Segment.

Embryo von ungefähr 17 mm Länge (♂): Die Keimdrüsenfalte begann beiderseits in der Höhe des zehnten Urnierensegmentes, also ungefähr des 18. Gesammtsegmentes; demnach einige Segmente weiter hinten, als früher. Die rechte reichte um eine Spur weiter

nach vorn, als die linke. Das Hinterende der Falte lag in der Höhe des 22. Urnierensegmentes; zuerst endigte die linke, gleich darauf die rechte. Proximal von der Falte fanden sich höchstens ganz vereinzelte Urkeimzellen. Gleich mit dem Beginn der Falte nahm die Zahl beträchtlich zu. — Ein Schnitt durch die Mitte der Falte, in der Höhe des 16. Urnierensegmentes, ist auf Taf. XV Fig. 8 abgebildet. Die Basis der Falte ist lateralwärts verschoben, liegt also dicht neben den Urnierentrichtern, aber nicht mehr dem Mesenterium unmittelbar angeschlossen. An jeder Falte können wir eine laterale und zugleich dorsale und eine mediale und zugleich ventrale Fläche und den freien abgerundeten Rand unterscheiden. Weitaus die meisten Urkeimzellen finden sich an der lateralen Fläche; an dem abgebildeten Schnitte sind sie sogar bloß hier zu sehen. Eine ziemlich große Zahl findet sich auch am freien Rande der Falte; dagegen ist ihre Zahl an der medialen Fläche nur eine geringe; immerhin kommen sie aber auch hier vor. Zwischen den beiden Blättern der Falte ist lockeres, spärliches Bindegewebe eingeschlossen. Dorsal von den beiden Falten verlaufen die hinteren Kardinalvenen.

Embryo von 19 mm Länge (♀): Die Keimdrüsenfalten begannen an diesem Embryo schon in der Höhe des dritten, rudimentären Urnierensegmentes, die rechte um eine Spur weiter vorn, als die linke. Sie reichten ungefähr bis in die Höhe des 21. oder 22. Urnierensegmentes. Die Urkeimzellen begannen gleich mit dem Beginn der Falten, hörten aber schon in der Höhe des 16. oder 17. Urnierensegmentes auf. Die beiden Flächen der Falten unterschieden sich von einander sehr auffallend durch die Beschaffenheit ihres Epithels; die dorsolaterale Fläche war von einem kubischen Epithel, in dem sehr zahlreiche Urkeimzellen eingeschlossen waren, bekleidet; die mediale und zugleich ventrale dagegen von einem ziemlich flachen, dem des Mesenteriums ähnlichen Epithel. An dieser Fläche konnte ich keine Urkeimzellen mehr auffinden; wohl aber fanden sich solche, obgleich in geringer Zahl, noch am freien Rande der Falten. — Die beiden Falten waren etwas breiter, als früher, und enthielten im Inneren etwas mehr Bindegewebe.

Embryo von 22,5 mm Länge (♂): Die rechte Keimdrüsenfalte begann in der Höhe des vierten, die linke in der Höhe des fünften Urnierensegmentes. Die ersten Urkeimzellen konnte ich rechts erst in der Höhe des achten, links in der Höhe des 9. Urnierensegmentes finden. Die Keimdrüsenfalten endigten in der Höhe des 23. Urnierensegmentes, nachdem sie auf die Radix mesenterii gerückt waren.

Ein oder zwei Segmente weiter vorn hörten beiderseits die Urkeimzellen auf. Im Übrigen verhielten sich die Falten ähnlich, wie früher, nur dass sie noch etwas an Breite zugenommen hatten.

Embryo von 25,3 mm Länge (♂): Die Keimdrüsenfalten begannen ungefähr in der Höhe des dritten, die Urkeimzellen in der Höhe des siebenten Urnierensegmentes. Die Falten endigten, nachdem sie auf die Radix mesenterii gerückt waren, in der Höhe des 22. oder 23. Segmentes, die linke weiter vorn, als die rechte. Zerstreute Urkeimzellen waren fast bis ans Ende der Falten zu finden. Die Falten waren an der Basis etwas eingeschnürt, verhielten sich aber im Übrigen eben so wie früher.

Embryo von 27 mm Länge (♀): Die rechte Keimdrüsenfalte begann in der Höhe des zweiten (rudimentären), die linke in der des dritten Urnierensegmentes. Die ersten Urkeimzellen traten in geringer Entfernung vom Vorderende der Falten auf. In der Höhe des 20. oder 21. Urnierensegmentes verschwand die linke Falte, während sich die rechte in das Mesenterium der Cöcaldrüsenanhänge fortsetzte. Auf Taf. XV Fig. 10 habe ich einen Schnitt aus der Höhe des 14. Urnierensegmentes abgebildet. Man sieht an demselben, dass die Keimdrüsenfalten an der Basis tief eingeschnürt und am freien Rande zugeschärft sind. Das die Urkeimzellen einschließende Keimepithel bildet ein flaches Polster, das die obere Fläche der Keimdrüsenfalten überzieht und in einiger Entfernung vom freien Rande derselben aufhört. Dieses Polster reicht nur ungefähr bis in die Höhe des 16. Urnierensegmentes; von da an nimmt auch die Zahl der Urkeimzellen ab und sie schwinden lange vor dem hinteren Ende der Falten.

Embryo von 30 mm Länge (♀): Die Keimdrüsenfalten zeigten wesentlich die gleichen Verhältnisse, wie beim vorigen Embryo. Sie begannen ungefähr in der Höhe des zweiten (rudimentären) Urnierensegmentes, also nicht weit entfernt von dem gemeinsamen Ostium abdominale der beiden Tuben. Etwa vier Segmente weiter hinten begann an ihrer oberen Fläche das Keimepithel mit den Urkeimzellen. Dieses hörte im 16. Segmente wieder auf. Die Keimdrüsenfalten reichten bis in die Höhe des 20. oder 21. Urnierensegmentes, wo die rechte wieder in das Mesenterium der Cöcaldrüsenanhänge überging. Die rechte Falte war an diesem Embryo erheblich breiter als die linke.

Embryo von 31 mm Länge (♀): Auch hier begannen die Keimdrüsenfalten in der Höhe des 2. Urnierensegmentes; schon ungefähr

zwei Segmente weiter hinten begann das Keimepithel, das im 16. Segmente wieder aufhörte. In der Höhe des 19. Urnierensegmentes ging die rechte Keimdrüsenfalte ins Mesenterium der Cöcaldrüsenanhänge über; gleich darauf verschwand die linke. Die rechte Falte war wieder viel breiter und besser ausgebildet, als die linke. Die Zahl der Urkeimzellen hatte bei den letzten Embryonen im Vergleich mit den früheren Stadien zugenommen.

Bei Torpedo bildet sich zwar keine Keimdrüsenfalte im strengen Sinne des Wortes, wohl aber ein flacher Wulst aus, der die Urkeimzellen enthält und der dieselben Lagebeziehungen zu den Urnierentrichtern und zum Mesenterium besitzt, wie die Keimdrüsenfalte von Pristiurus (vgl. Taf. XV Fig. 11).

Damit schließen meine Beobachtungen über die erste Entwicklung der Keimdrüsen. Obwohl sie sich nicht auf die späteren Schicksale der Urkeimzellen erstrecken, so kann doch mit Rücksicht auf die Untersuchungen Semper's, die gerade dort einsetzen, wo die meinigen aufhören, kein Zweifel darüber bestehen, dass die Urkeimzellen thatsächlich die Vorläufer der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte darstellen. Die jüngsten, von Semper abgebildeten und beschriebenen »Vorkeimfalten« zeigen die Anordnung des Keimepithels und der in diesem enthaltenen Urkeimzellen genau in derselben Weise, wie ich sie beschrieben und abgebildet habe. Von diesen Stadien an hat Semper die weitere Aus- und Umbildung in mustergültiger Weise beschrieben.

Einige der von mir mitgetheilten Thatsachen besitzen ein weit über das specielle Gebiet, auf das sie sich beziehen, hinausreichendes Interesse. Dies gilt vor Allem von dem frühen Auftreten der Urkeimzellen. Sie treten in die Erscheinung, lange bevor irgend eine andere Spur des Urogenitalsystems vorhanden ist. Sie finden sich von allem Anfang an in jener Körperregion, in der wir sie auch später antreffen. Nie treten sie vor der Region, in der sich die Vornieren bilden, auf und, wenn später die Zahl der Urwirbel gestiegen ist, so reichen sie doch nie erheblich über die Stelle hinaus, wo man bei älteren Embryonen das hintere Ende der Keimdrüsenfalten findet. Ab und zu können wohl versprengte Keime an ganz abnormen Stellen vorkommen, an Stellen, die nicht die geringste Beziehung zur Entwicklung der Geschlechtsdrüsen zeigen; aber solche Fälle sind seltene Ausnahmen, sie sind als Ausnahmen sofort und mit Sicherheit zu erkennen und sie erschüttern die Regel nicht.

Der pathologische Anatom mag solchen, thatsächlich nachweisbaren, versprengten Keimen eine pathogenetische Bedeutung beimessen und sie mit der Entstehung von Geschwülsten und Missbildungen in Beziehung bringen; aber man wird dabei stets im Auge zu behalten haben, dass wir irgend eine verlässliche Kenntnis über das weitere Schicksal solcher Keime nicht besitzen.

Von großem allgemeinen Interesse ist auch die Thatsache, dass die Urkeimzellen, obwohl sie in longitudinaler Richtung gleich von allem Anfang an auf jene Region beschränkt sind, die sie auch später innehaben, doch in transversaler Richtung Anfangs eine sehr viel weitere Verbreitung besitzen, als später. Sie finden sich Anfangs nicht bloß in der Splanchnopleura, sondern auch in der Somatopleura und in den ventralen Theilen der Urwirbelkommunikationen. Es ist dabei wichtig, dass sie sich von allem Anfang an in der Splanchnopleura in größerer Menge als an den anderen Orten finden. Ich möchte aber aus ihrem Hinaufreichen in die Urwirbelkommunikationen doch nicht die Berechtigung ableiten, von einem Gonotom oder Gononephrotom zu sprechen; denn es sind immer nur einzelne Zellen, die sich hier finden und es ist überdies fraglich, ob diese Zellen später thatsächlich ins Keimepithel der Keimdrüsenfalten einbezogen werden. Aber ich bestreite die Möglichkeit nicht, dass diesem Verhalten der Urkeimzellen eine tiefere phylogenetische Bedeutung zuzuerkennen sei, wie dies zuerst VAN WIJHE hervorgehoben hat. Wie es zu erklären ist, dass später die Urkeimzellen aus der Somatopleura und den Urwirbeln ganz verschwinden und sich ausschließlich auf die Radix mesenterii beschränken, ist schwer zu sagen. BALFOUR hat an eine Wanderung derselben gedacht; aber ich habe keine sicheren Anzeichen einer solchen finden können. Vielleicht gehen die Urkeimzellen später in der Somatopleura und den Urwirbeln in gewöhnliche Epithelzellen über. Ganz ausgeschlossen erscheint die Annahme, dass diese Zellen ihr eigenthümliches Aussehen dem Umstande verdanken, dass sie gerade am Beginn oder am Schluss einer Theilung stehen. Jeder, der den Zelltheilungsvorgängen einige Aufmerksamkeit geschenkt hat, weiß, dass Zellen, welche sich eben zur Theilung anschicken oder gerade aus einer Theilung hervorgehen, ganz anders aussehen, als diese Urkeimzellen. Dies sollte vor Allem jeder Embryologe wissen, da er es fortwährend mit Zelltheilungsvorgängen zu thun hat. MINOT weiß es aber nicht; er urtheilt über Zelltheilung wie Jemand, der nie etwas davon gesehen hat. Ich würde mich mit dem Aufsatze

Minot's gar nicht beschäftigt und ihn am liebsten ganz ignorirt haben, wenn er nicht so überaus charakteristisch für alle Abhandlungen dieses Forschers wäre. Ein paar oberflächliche, ich möchte geradezu sagen leichtfertige Beobachtungen genügen ihm, um über die ernste mühevolle Arbeit von Leuten abzuurtheilen, denen er nach keiner Richtung gewachsen ist. — Schon Balfour hat sich eingehend mit der Frage beschäftigt, wie der eigenthümliche Bau dieser Urkeimzellen zu erklären sei und vor Allem, woher die zahlreichen Körnchen, die in ihr Protoplasma eingelagert sind, stammen. Er ist zu keiner bestimmten Antwort gekommen und genau eben so ist es auch mir ergangen. So nahe die Annahme liegt, dass die Körnchen von Dotterplättchen abstammen, so scheint mir doch ein zureichender Beweis dafür sehr schwer zu erbringen zu sein.

Wie wir gesehen haben, lassen sich die ersten Spuren der Bildung der Keimdrüsenfalten bis zu einem Stadium zurückverfolgen, in welchem der Embryo ungefähr 78 Urwirbel besitzt. Die Falten liegen Anfangs dicht an der Wurzel des Gekröses und verschieben sich später derart nach außen, dass sie an die dorsale Wand der Leibeshöhle zu liegen kommen. In der ersten Zeit nach ihrer Bildung tragen sie auf beiden Flächen Urkeimzellen; später aber schwinden diese zuerst an der ventralen Fläche, dann auch am Rande und so beschränkt sich das Keimepithel schließlich bloß auf die obere Fläche. So sehen wir also, wie ein Process, der schon frühzeitig einsetzt, allmählich dahin führt, dass die Anfangs weit zerstreuten Urkeimzellen auf ein einziges, räumlich beschränktes Organ koncentrirt werden.

VII. Über die Entwicklung der sogenannten Nebenniere.

Bekanntlich werden bei den Selachiern unter der Bezeichnung Nebenniere zwei Organe zusammengefasst, die, wie zuerst Balfour nachgewiesen hat, weder anatomisch noch entwicklungsgeschichtlich zusammengehören: die Suprarenalkörper oder die Suprarenalorgane und der Interrenalkörper oder das Interrenalorgan.

Die Entwicklung der Suprarenalkörper ist so innig mit der Entwicklung des Sympathicus verknüpft, dass Balfour schreiben konnte: »The embryological part of my researches on these bodies is in reality an investigation of later development of the sympathetic ganglia.« Nach ihrem Verhalten bei Embryonen möchte ich diese Körper am liebsten geradezu als die Ganglien des Grenz-

stranges des Sympathicus betrachten, wenn nicht die Angaben über den feineren Bau derselben bei erwachsenen Thieren die Vermuthung aufkommen ließen, dass sich an ihrer Zusammensetzung außer Ganglienzellen und Nervenfasern auch noch Epithelzellen betheiligen. Unsere Kenntnisse des feineren Baues dieser Körper liegen aber noch sehr im Argen und so lange nicht genauere histologische Untersuchungen darüber vorliegen, wird man über ihre Bedeutung keine bestimmte Ansicht aufstellen können.

Von der ersten Entwicklung der sympathischen Ganglien war schon in meiner zweiten Abhandlung über das mittlere Keimblatt die Rede. Ich habe gezeigt, dass die erste Anlage des Sympathicus schon bei Embryonen mit ungefähr 74 Urwirbeln zu finden ist. Die Ganglien liegen Anfangs sehr weit außen, der medialen Fläche der Muskellamelle des Myotoms dicht angeschlossen. In dieser Lage trifft man sie auch noch bei Embryonen mit 83 und 87 Urwirbeln. Bei Embryonen mit 95 Urwirbeln entfernen sie sich vom Myotom und liegen ziemlich genau in der Mitte zwischen diesem und der lateralen Fläche der hinteren Kardinalvene. In den folgenden Stadien nehmen sie rasch an Größe zu und rücken mehr und mehr gegen die Kardinalvenen, deren dorsolateraler und später dorsaler Fläche sie sich auflagern. In dieser Lage finde ich sie schon bei einem Embryo von 17 mm Länge. Bei dieser Lageverschiebung bleiben sie stets mit dem betreffenden Spinalnerv in inniger Verbindung. In dem Ramus communicans, welcher diese Verbindung herstellt und welcher Anfangs nur eine sehr geringe Länge besitzt, liegen sehr oft Ganglienzellen. Bei älteren Embryonen buchten die sympathischen Ganglien die dorsale Wand der hinteren Kardinalvenen ins Lumen vor. In der hinteren Hälfte des Rumpfes, wo sich eine unpaare mediane Vene findet, die sich aus der Caudalvene nach vorn fortsetzt und die ich wegen ihrer Lagerung zu den Urnieren als Interrenalvene bezeichnet habe, zeigen die sympathischen Ganglien zu dieser keine direkte Beziehung; wohl aber sieht man, dass größere, in die Interrenalvene mündende Venen die Ganglien umgeben, so dass diese oft ganz von Venen eingeschlossen erscheinen. Die Beziehungen der Ganglien zu den Venen sind also, wie schon VAN WIJHE hervorgehoben hat, viel innigere, als zu der Aorta, auf welch letztere BALFOUR aufmerksam gemacht hat.

Bei den ältesten von mir untersuchten Embryonen sind die Ganglien im hinteren Drittel des Rumpfes tief zwischen die einzelnen Nierensegmente eingeschoben. Bei einem Embryo von Scyllium

canicula von 53 mm Länge sind sie stellenweise deutlich in zwei Abschnitte getheilt, einen vorderen, welcher deutliche Nervenfasern führt, nnd einen hinteren, größeren, der aus Zellen besteht, die eine gewisse Ähnlichkeit mit Epithelzellen besitzen. Schon Balfour erwähnt diese Scheidung. Welche Bedeutung ihr zukommt, kann ich nicht sagen, wie ich mich überhaupt mit diesen Körpern, da sie nicht in direkter Beziehung zum Urogenitalsystem stehen, nur mehr nebenher beschäftigt habe.

Die erste Anlage der sympathischen Ganglien habe ich in der ersten Fortsetzung der »Theorie des Mesoderms« auf Taf. IV Fig. 9 *syg* abgebildet; in späteren Stadien sieht man sie auf Taf. XIV Fig. 7 und 8, Taf. XV Fig. 12 und Taf. XVII Fig. 12 *syg* dieser Abhandlung.

Bei Torpedo erfahren die sympathischen Ganglien ganz dieselbe Verschiebung wie bei Pristiurus. Bei einem Embryo von Torpedo marmorata von 12 mm Länge liegen sie im hinteren Drittel des Rumpfes dicht an der medialen Fläche der Muskellamelle des Myotoms und zeigen noch gar keine Beziehung zu den Kardinalvenen; im mittleren Drittel geht von ihnen nach innen und unten ein Fortsatz aus, der der dorsalen Fläche der Kardinalvene zustrebt, ohne sie jedoch zu erreichen, und im vorderen Drittel liegen die Ganglien schon der dorsolateralen Wand der Kardinalvenen auf. Bei einem Embryo von 15 mm Länge stellen sie sehr breite Zellmassen dar, welche nach außen direkt mit den betreffenden Spinalnerven zusammenhängen und sich nach innen in den zwischen Aorta und Kardinalvene einspringenden Winkel einschieben. Nur ganz hinten, wo schon eine Interrenalvene besteht, ist ihr Verhalten in so fern ein anderes, als sie mehr direkt gegen die Aorta gerichtet sind. — Bei einem Embryo von 18 mm Länge liegen sie in den zwei vorderen Dritteln des Rumpfes als große ovale oder rundliche Zellhaufen direkt der dorsalen Wand der Kardinalvenen auf. Von ihrem inneren Rande gehen von Stelle zu Stelle Fortsätze ab, welche nach der Radix mesenterii ziehen. Die Verbindungen der Ganglien mit den Spinalnerven werden durch dicke zellführende Stränge hergestellt. Am Hinterende des Rumpfes, wo wieder eine Interrenalvene vorhanden ist, sind sie weniger dieser als der Aorta angeschlossen. Sie sind auch im Schwanz vorhanden und schließen sich hier mehr der Arteria, als der Vena caudalis an.

Die einzelnen, ursprünglich ihrer Entstehung gemäß von einander getrennten Ganglien verschmelzen frühzeitig der Länge nach zu

einer einheitlichen, strangförmigen Masse, aus deren Anschwellungen und Verbindungen mit den Spinalnerven noch die frühere metamerische Anordnung zu erkennen ist. Wie VAN WIJHE gezeigt hat, kommt eine solche Verschmelzung auch bei Pristiurus vor, doch erreicht sie hier nie jenen hohen Grad wie bei Torpedo.

Etwas mehr kann ich über den Interrenalkörper oder, wie ich ihn lieber nennen möchte, die Zwischenniere, sagen, obwohl auch darüber meine Untersuchungen nicht so sehr ins Detail gehen, wie über das Urogenitalsystem selbst. Immerhin kann ich die spärlichen, über die Entwicklung dieses Organs vorliegenden Angaben in einigen Punkten erweitern und in anderen, gerade sehr wichtigen, korrigiren.

Schon bei einem Pristiurusembryo mit 55 Urwirbeln sehe ich an der Radix mesenterii, unter der Aorta im hinteren Drittel oder höchstens der hinteren Hälfte des Embryo einige Zellen, welche nicht in die Reihen der anderen Mesodermzellen eingeordnet sind. Am Hinterende des Rumpfes, in der Höhe der Kloake, fehlen sie; hier liegt die Aorta direkt der Kloakenwand an. Zahlreicher werden diese Zellen bei Embryonen mit 63, 64 und 65 Urwirbeln und in diese Zeit möchte ich auch die erste Anlage der Zwischenniere verlegen. Bei Embryonen zwischen 70 und 80 Urwirbeln ist diese Anlage schärfer begrenzt, so dass man schon ungefähr ihre Ausdehnung erkennen kann. Ihr Vorderende ist ungefähr in die Höhe des 20. oder 21. Urwirbels zu verlegen, ihr Hinterende ans Vorderende der Kloake. Wenn aber auch schon in der Höhe des 20. oder 21. Urwirbels eine Zellanhäufung an der Gekröswurzel zu sehen ist, die als Anfang der Zwischenniere bezeichnet werden kann, so tritt diese doch erst einige Segmente weiter hinten deutlicher hervor. Ungefähr dieselbe Ausdehnung hat die Anlage der Zwischenniere bei Embryonen zwischen 80 und 90 Urwirbeln. Ich habe auf Taf. IV Fig. 13 der ersten Fortsetzung der »Theorie des Mesoderms« die Zwischenniere eines Embryo von 87 Urwirbeln abgebildet. Das ventral von der Aorta zwischen den hinteren Kardinalvenen gelegene Organ ist nach oben und den Seiten scharf begrenzt, nach unten dagegen so innig mit dem Epithel der Radix mesenterii verbunden, dass eine Grenze zwischen beiden nicht zu finden ist. Dasselbe gilt auch im Wesentlichen von der Anlage der Zwischenniere in früheren Stadien, obgleich hier die Menge ihrer Zellen noch eine geringere ist. Ich kann daher kaum daran zweifeln, dass die Zwischenniere zu diesem Epithel in genetischer Beziehung steht und aus demselben hervorgeht. Ich habe weder an Horizontal-, noch an Sagittalschnitten

jemals eine Segmentirung der Anlage gesehen, noch auch habe ich jemals an Querschnitten hohle Divertikel zwischen der Wurzel des Gekröses und den Urnierentrichtern gesehen.

Die Zwischenniere nimmt bei Embryonen zwischen 80 und 90 Urwirbeln von vorn nach hinten an Dicke zu, namentlich in vertikaler Richtung. Vorn scheint sie in gewöhnliches lockeres Bindegewebe überzugehen, hinten aber, ungefähr über der Mitte der Kloake, ist sie scharf begrenzt. Schon bei Embryonen dieses Alters sitzt sie nicht mehr überall so breit und fest der Wurzel des Gekröses auf, wie dies in der erwähnten Figur zu sehen ist, sondern es wechseln Stellen von diesem Aussehen mit solchen ab, an denen allem Anscheine nach die Zwischenniere im Begriffe steht, sich von ihrer Unterlage abzulösen.

Bei Embryonen zwischen 90 und 100 Urwirbeln und etwas darüber hat sich die Zwischenniere über der Kloake von der Radix mesenterii abgelöst und zwischen beide hat sich die eben in Bildung begriffene Interrenalvene, die Fortsetzung der Caudalvene, eingeschoben. — Die Ablösung schreitet allmählich, aber zunächst nur langsam, fort. Bei Embryonen von 17 und 19 mm Länge reicht sie nur wenig weiter, als bis zu der Stelle, wo sich die Interrenalvene in die hinteren Kardinalvenen theilt. Das Vorderende ist auch jetzt noch schwer abzugrenzen; aber doch darf man, wie mir scheint, sagen, dass dasselbe sich allmählich nach hinten verschiebt. Bei dem 17 mm langen Embryo möchte ich den eigentlichen Beginn der Zwischenniere ungefähr in die Höhe des 20. Urnierensegmentes verlegen, bei dem Embryo von 22,5 mm Länge in die Höhe des 19. oder 20.; bei dem Embryo von 25,3 mm Länge ungefähr eben dahin und bei den ältesten, von mir untersuchten Embryonen ungefähr in die Höhe des 20.—22. Urnierensegmentes. Die Zwischenniere ist also zwischen die beiden, am stärksten und besten entwickelten Theile der Urnieren (die eigentlichen Nieren im Sinne Semper's und Balfour's) eingeschoben. Hinten endigt sie stets etwas vor dem Hinterende der Urnieren. Zu dem Ende der Leibeshöhle aber verhält sich die Zwischenniere so, dass sie bei den Embryonen von 17 und 19 mm Länge ungefähr in derselben Höhe endigt, wie diese; bei den älteren Embryonen dagegen reicht die Leibeshöhle weiter nach hinten, als die Zwischenniere, und zwar um so weiter, je älter die Embryonen sind.

Ich habe das Organ in mehreren Figuren dieser Abhandlung zur Darstellung gebracht; so auf Taf. XV Fig. 4*a* und *b*, 5*a* und *b*, 9 und

10, ferner auf Taf. XVII Fig. 1, 2, 7, 8, 9 und 12*ir*. Dasselbe macht in seinem Bau von den frühesten Stadien an den Eindruck eines epithelialen Organs. Bei den ältesten Embryonen von Scyllium canicula und Torpedo ocellata, von denen ich Präparate besitze, erscheint es in zahlreiche, solide, vielfach durch einander geschobene Schläuche zertheilt, zwischen welchen sich spärliches gefäßführendes Bindegewebe findet.

Die Entwicklung der Zwischenniere lässt keinen Schluss auf ihre funktionelle Bedeutung zu; sie setzt uns aber auch nicht in den Stand, die Frage zu entscheiden, ob dieses Organ der Selachier mit der Nebenniere der höheren Wirbelthiere verglichen werden dürfe.

Was die Litteraturangaben betrifft, so soll die Zwischenniere nach Balfour im Stadium *K*, nach Weldon[1] im Stadium *I*, nach van Wijhe bei Embryonen mit 76 Urwirbeln entstehen. Alle stimmen darin überein, dass sie sich etwas später, als die Suprarenalkörper, bildet. Balfour beschreibt die erste Anlage als »a rod-like aggregate of mesoblast cells, rather more closely packed than their neighbours, between the two kidneys near their hinder ends«. Weldon giebt an, dass die Zwischenniere paarig entstehe und zwar aus hohlen Divertikeln, die aus der medialen Wand der Urnierentrichter gegen die Wurzel des Gekröses hervorwachsen. Auch soll sie ursprünglich eben so lang sein, wie die Urniere. Diese Angaben beruhen zweifellos auf einem Irrthum. Wie oben erwähnt wurde, habe ich nie solche Divertikel sehen können. Die Fig. 9 Taf. XI der Abhandlung Weldon's ist mir ganz unverständlich; wenn der Embryo, dem der Schnitt entnommen ist, wirklich im Stadium *I* Balfour's stand, so kann die Falte, die Weldon zwischen dem Mesenterium und dem Urnierenkanälchen zeichnet, unmöglich die Keimdrüsenfalte sein; eine andere Falte findet sich aber an dieser Stelle weder bei jüngeren noch bei älteren Embryonen. Eigenthümlicherweise bestätigt van Wijhe diese Angaben Weldon's; er schließt sich aber nicht der Ansicht an, dass die Zwischenniere eine abgelöste Portion der Urniere vorstelle.

Es ist nicht zu leugnen, dass alle Arbeiten über die Zwischenniere etwas Unbefriedigendes an sich tragen. Das, was hier zunächst am meisten Noth thut, ist eine genaue histologische Untersuchung des fertigen Organs.

Prag, 12. Juli 1896.

---

[1] W. F. R. Weldon, On the suprarenal bodies of Vertebrata. Quart. Journ. of micr. science. Vol. XXV. 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII—XIX.

Tafel XIII.

Alle Figuren sind nach Schnitten von Pristiurus-Embryonen gezeichnet. Vergrößerung der Figg. 1—16 = 280, der Figg. 17—20 = 140.

ao Aorta,
art^{1}—*art*^{4} erste bis vierte Vornierenarterie,
art.vit. Art. vitellina,
ddw dorsale Darmwand,
ent Entoderm,
h hinten,
hp Hypochorda,
O^{I}—O^{IV} erstes bis viertes Vornierenostium,
S Sammelrohr der Vorniere = Vornierentheil des Vornierenganges,
v vorn,
vw Vornierenwulst,
* ventrale Urwirbelgrenze.

Fig. 1. Schnitt durch die Mitte des Vornierenwulstes eines Embryo mit 26 bis 27 Urwirbeln.
Fig. 2. Schnitt durch die Mitte des Vornierenwulstes eines Embryo mit 30 Urwirbeln.
Fig. 3. Schnitt durch das erste Vornierenostium eines Embryo mit 34 bis 35 Urwirbeln (linke Seite).
Fig. 4. Nächstvorderer Schnitt derselben Serie.
Fig. 5. Schnitt durch das zweite Vornierenostium desselben Embryo (rechte Seite).
Fig. 6. Schnitt durch das dritte Vornierenostium desselben Embryo (linke Seite).
Fig. 7. Schnitt durch das vierte Vornierenostium desselben Embryo (linke Seite).
Fig. 8. Erstes Vornierensegment eines Embryo mit 38—40 Urwirbeln. Das Ostium ist nur durch eine kernarme Stelle bei O^{I} angedeutet.
Fig. 9. Zweites Vornierensegment desselben Embryo.
Fig. 10. Drittes Vornierensegment desselben Embryo.
Fig. 11. Der Schnitt geht nahe der hinteren Grenze des dritten Vornierensegmentes durch. Derselbe Embryo.
Fig. 12. Der Schnitt geht durch den hinteren Rand des neunten Urwirbels. Derselbe Embryo.
Fig. 13. Viertes Vornierensegment desselben Embryo.
Fig. 14. Schnitt durch die Mitte des zehnten Urwirbels. Zweiter Schnitt hinter der letzten Spur des vierten Vornierenkanälchens. Derselbe Embryo.
Fig. 15. Hinteres Ende des rechten Vornierenganges. Der Schnitt geht hinter der Mitte des elften Urwirbels durch. Derselbe Embryo.
Fig. 16. Schnitt durch das vierte Vornierenkanälchen eines Embryo mit 45 bis 46 Urwirbeln. Der Schnitt geht an der Grenze zwischen neuntem und zehntem Urwirbel durch.

Fig. 17. Horizontalschnitt durch die rechte Vorniere eines Embryo mit 33 Urwirbeln.
Fig. 18. Horizontalschnitt durch die rechte Vorniere eines Embryo mit 41 bis 42 Urwirbeln.
Fig. 19. Horizontalschnitt durch die rechte Vorniere eines Embryo mit 46 Urwirbeln.
Fig. 20. Horizontalschnitt durch denselben Embryo; zwei Schnitte weiter ventralwärts als der vorige.

Tafel XIV.

Alle Figuren sind nach Schnitten durch Pristiurus-Embryonen gezeichnet. Vergrößerung der Figg. 1—6 = 280; der Fig. 7 = 140; der Fig. 8 = 68; der Fig. 12 = 140. Die Figg. 9—11 sind mit Zeiss Apochr. Ölimmersion gezeichnet.

am Art. mesenterica,
ao Aorta,
art^{1}—*art*^{3} erste bis dritte Vornierenarterie,
art.v und *a.vit* Art. vitellina,
ect Ektoderm,
af kleine Arterie, die aus der Aorta zur Wurzel der Art. vitellina zieht,
l Leber,
ld Leibeshöhlendivertikel,
lh Leibeshöhle,
lh' Leibeshöhlendivertikel unter dem Ösophagus,
lv Lebervenensinus,
m Muskulatur des Ösophagus,
O einfaches Vornierenostium, bez. in Fig. 7 und 8 Ostium abdominale tubae,
O^{I}—O^{III} erstes bis drittes Vornierenostium,
oe Ösophagus,
pc Pankreasanlage,
syg Sympathicusganglion,
t Tube,
uc Einmündung der Urwirbelkommunikation in die Leibeshöhle,
uwc Urwirbelkommunikation,
vcp Vena cardinalis posterior,
vg Vornierengang,
vom Vena omphalo-mesenterica,
vw Vornierenwulst,
w Scheidewand zwischen Perikardial- und Peritonealhöhle (Zwerchfell).

Fig. 1. Schnitt durch das dritte Vornierenostium und die dritte rechte Vornierenarterie eines Embryo mit 50—51 Urwirbeln.
Fig. 2. Der Schnitt geht durch die Wurzel der ersten Vornierenarterie, hinter dem ersten Vornierenostium durch. Embryo mit 55 Urwirbeln.
Fig. 3. Embryo mit 63 Urwirbeln. Der Schnitt trifft das zweite rechte Vornierenostium und die zweite rechte Vornierenarterie.
Fig. 4. Embryo mit 66—68 Urwirbeln. Der Schnitt trifft das zweite Vornierenostium beider Seiten.
Fig. 5. Embryo mit ungefähr 70 Urwirbeln. Der Schnitt geht durch das Vorderende des ersten Vornierenostiums beider Seiten.
Fig. 6. Embryo mit ungefähr 78 Urwirbeln. Der Schnitt geht zwischen Leber und Pankreas durch und trifft die vor dem ersten Urnierenkanälchen gelegene Urwirbelkommunikation.
Fig. 7. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines 19 mm langen, weiblichen Embryo.
Fig. 8. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines 27 mm langen, weiblichen Embryo.

Fig. 9 *A*. Aus einer Horizontalschnittserie durch einen Embryo mit ungefähr 63 Urwirbeln. Ende des rechten Vornierenganges (ungefähr der Höhe des 27. Urwirbels entsprechend).

Fig. 9 *B*. Schnitt aus derselben Serie. Ende des linken Vornierenganges.

Fig. 10 *A*. Aus einer Horizontalschnittserie durch einen Embryo mit 46 Urwirbeln. Hinterende des rechten Vornierenganges.

Fig. 10 *B*. Aus derselben Serie. Hinterende des linken Vornierenganges.

Fig. 11. Aus einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo mit 43 Urwirbeln. Hinterende des linken Vornierenganges; darüber das Ektoderm. Die Kerne des Vornierenganges sind nur kontourirt.

Fig. 12. Horizontalschnitt durch die rechte Vorniere eines Embryo mit 50 Urwirbeln.

Tafel XV.

Die Figg. 1—5, 7—10 und 12 sind nach Schnitten durch Pristiurus-Embryonen gezeichnet; die Fig. 6 nach einem Schnitt durch einen Embryo von Scyllium catulus mit 75—76 Urwirbeln; die Fig. 11 nach einem Schnitt durch einen Embryo von Torpedo marmorata von 18 mm Länge.

Vergrößerung der Figg. 1—5 = 280; der Fig. 6 = 140; der Fig. 7 = 38; der Figg. 8—10 = 140: der Fig. 11 = 90; der Fig. 12 = 70.

A Atrium des Herzens,
ao Aorta,
art[1] erste Vornierenarterie,
gf eine linke Vornierenarterie,
ir Zwischenniere (Interrenalkörper),
Kd Keimdrüsenanlage,
L Leber,
MG Müller'scher Gang,
mk ventrale Muskelknospe,
O[*I*] erstes Vornierenostium,
oe Ösophagus,
sc Sklerotom,
sv Sinus venosus des Herzens,
syg sympathisches Ganglion,
t Tubenostium,
ub[16] 16. Urnierenbläschen,
uc Einmündung einer Urwirbelkommunikation in die Leibeshöhle,
ud[27] absteigender Schenkel des 27. Urnierenkanälchens,
ur = *uwc* Anlage eines Urnierenkanälchens,
uw Urwirbel,
uw[1] ventrales Ende des vorhergehenden Urwirbels,
uwc Urwirbelkommunikation,
v Ventrikel des Herzens,
vcp Vena cardinalis posterior,
vg Vornierengang,
v.ir Vena interrenalis,
v.om Vena omphalo-mesenterica,
WG Wolff'scher Gang.

Fig. 1 *a*—1 *f*. Sechs Schnitte durch die Anlage des zweiten Urnierenkanälchens oder die Urwirbelkommunikation des zehnten Segmentes eines Embryo mit 63 Urwirbeln. Fig. 1 *a* ventrales, vorderes Ende der Urwirbelkommunikation; Fig. 1 *b* nächstfolgender Schnitt; Fig. 1 *c* zweiter Schnitt hinter dem vorigen; Fig. 1 *d* zweiter Schnitt hinter dem der Fig. 1 *c*; Fig. 1 *e* der darauffolgende Schnitt; Fig. 1 *f* der auf Fig. 1 *e* folgende Schnitt.

Fig. 2. Anlage des zweiten Urnierenkanälchens eines Embryo mit ungefähr 70 Urwirbeln.

Fig. 3 *a*—3 *c*. Anlage des zweiten Urnierenkanälchens eines Embryo mit ungefähr 78 Urwirbeln. Der Schnitt der Fig. 3 *b* ist der zweite hinter dem der Fig. 3 *a*; der Schnitt der Fig. 3 *c* folgt unmittelbar auf den der Fig. 3 *b*.

Fig. 4 *a* und 4 *b*. Aus derselben Serie. Anlage des 20. Urnierenkanälchens. Der Schnitt der Fig. 4 *b* ist der vierte hinter dem der Fig. 4 *a*.

Fig. 5 *a* und 5 *b*. Aus derselben Serie. Anlage des 29. Urnierenkanälchens. Der Schnitt der Fig. 5 *b* ist der zweite hinter dem der Fig. 5 *a*.

Fig. 6. Schnitt durch das erste Vornierenostium eines Embryo von Scyllium catulus mit 75—76 Urwirbeln.

Fig. 7. Medianschnitt durch einen weiblichen Embryo von Pristiurus von 31 mm Länge.

Fig. 8. Schnitt durch das 16. Urnierenkanälchen eines männlichen Pristiurus-Embryo von ungefähr 17 mm Länge. Es ist nur der Urnierentrichter mit dem aufsteigenden Schenkel und das Urnierenbläschen zu sehen.

Fig. 9. Aus derselben Serie. Schnitt durch den absteigenden Schenkel des 27. Urnierenkanälchens mit der Einmündung in den Urnierengang.

Fig. 10. Schnitt durch einen weiblichen Embryo von Pristiurus von 27 mm Länge in der Höhe des 14. Urnierensegmentes.

Fig. 11. Schnitt durch einen Embryo von Torpedo marmorata von 18 mm Länge ungefähr in derselben Höhe.

Fig. 12. Seitlicher Sagittalschnitt durch das Hinterende der Urniere eines weiblichen Pristiurus-Embryo von 28 mm Länge.

Tafel XVI.

Zeichnungen nach Plattenmodellen der linken Vorniere und des Anfangs der linken Urniere von Embryonen von Pristiurus.

Sämmtliche Figuren in 200facher linearer Vergrößerung.

OI—*OIII* erstes bis drittes Vornierenostium,
ps parietale Seitenplatte Somatopleura),
s Brücke quer über das erste Vornierenostium,
sc Abgangsstelle des Sklerotoms,
uc Einmündung der Urwirbelkommunikation in die Leibeshöhle,
ur_1—ur_5 erstes bis fünftes Urnierenkanälchen,
uw Urwirbel, bezw. Myotome der Urwirbel,
uwc Urwirbelkommunikation,
vn Vorniere,
vng Vornierengang,
vs viscerale Seitenplatte Splanchnopleura),
VII—*XI* 7.—11. Myotom.

Fig. 1 *A*—1 *C* nach einem Embryo mit 62 Urwirbeln. Fig. 1 *A* das Modell von der lateralen Seite; Fig. 1 *B* das Modell von der medialen Seite; Fig. 1 *C* das Modell von der ventralen Fläche; in dieser Ansicht sieht man also die dorsale Wand der Leibeshöhle.

Fig. 2 *A* und 2 *B* nach einem Embryo mit 70 Urwirbeln. Fig. 2 *A* das Modell von der medialen Seite; Fig. 2 *B* dasselbe von der ventralen Seite.

Fig. 3 *A* und 3 *B* nach einem Embryo mit ungefähr 78 Urwirbeln. Fig. 3 *A* das Modell von der medialen Seite; Fig. 3 *B* dasselbe von der ventralen Seite.

Fig. 4 *A* und 4 *B* nach einem Embryo mit 83 Urwirbeln. Fig. 4 *A* schief von der dorsalen Seite; Fig. 4 *B* dasselbe von der ventralen Seite.

Fig. 5 *A* und 5 *B* nach einem Embryo mit ungefähr 95 Urwirbeln. Fig. 5 *A* von der dorsalen Seite; Fig. 5 *B* dasselbe von der ventralen Seite.

Fig. 6 *A* und 6 *B* nach einem männlichen Embryo von ungefähr 17 mm Länge. Fig. 6 *A* von der dorsalen Seite; Fig. 6 *B* dasselbe von der ventralen Seite.

Fig. 7 *A* und 7 *B* nach einem männlichen Embryo von 22,5 mm Länge. Fig. 7 *A* von der dorsalen Seite; Fig. 7 *B* dasselbe von der ventralen Seite.

Tafel XVII.

Die Figuren 1—15 sind nach Schnitten durch Embryonen von Pristiurus bei 280facher Vergrößerung gezeichnet; die Figuren 16—23 nach Modellen einzelner Urnierensegmente von Pristiurus bei 200facher Vergrößerung.

In den Figuren 1—15 bedeuten:

ao Aorta,
c Tubuli contorti,
E Endkanal,
ir Interrenalkörper (Zwischenniere),
iv Interrenalvene,
MK Urnierenbläschen, bezw. MALPIGHI'sches Körperchen,
*MK** vielleicht Anlage eines sekundären MALPIGHI'schen Körperchens,
MG MÜLLER'scher Gang,
syg sympathisches Ganglion,
tc Trichterkanal,
tr Urnierentrichter,
ug primärer Urnierengang,
WG sekundärer Urnierengang oder WOLFF'scher Gang.

In den Figuren 16—23 bedeuten:

a aufsteigender Schenkel des Urnierenkanälchens = Trichterkanal,
b Urnierenbläschen,
b^1 Strang, der vom Urnierenbläschen nach hinten zieht und vielleicht mit der Bildung eines sekundären Bläschens in Beziehung steht,
c Tubulus contortus,
c' und *c''* die Schlingen desselben,
d absteigender Schenkel, bezw. Endkanal,
v vorn,
h hinten.

Die den Bezeichnungen *E*, *MK*, *tc* und *tr* beigesetzten Zahlen geben an, welchem Urnierensegmente die betreffenden Theile angehören.

Fig. 1. Schnitt durch die Grenze zwischen 24. und 25. Urnierensegment eines männlichen Embryo von 22,5 mm Länge.
Fig. 2. Aus derselben Serie; zwei Schnitte weiter hinten.
Fig. 3. Aus derselben Serie; der zweite Schnitt hinter dem der Fig. 2.
Fig. 4. Der dritte Schnitt hinter dem der Fig. 3.
Fig. 5. Der vierte Schnitt hinter dem der Fig. 4.
Fig. 6. Schnitt durch die Grenze zwischen 8. und 9. Urnierensegment eines männlichen Embryo von 25,3 mm Länge.
Fig. 7. Aus derselben Serie; Schnitt durch das 9. Urnierensegment; drei Schnitte hinter dem vorigen.
Fig. 8. Aus derselben Serie; Schnitt durch das 25. Urnierensegment.
Fig. 9. Aus derselben Serie; Schnitt durch das 27. Urnierensegment.
Fig. 10. Der achte Schnitt hinter dem vorigen.
Fig. 11. Urnierengang und dessen Leiste in der Höhe des 33. Urnierensegmentes.
Fig. 12. Schnitt durch das 25. Urnierensegment eines weiblichen Embryo von 30 mm Länge.
Fig. 13. Schnitt durch die Vereinigungsstelle des MÜLLER'schen und WOLFF'schen Ganges bei einem weiblichen Embryo von 27 mm Länge.

Fig. 14. Vereinigung des Müller'schen und Wolff'schen Ganges bei einem weiblichen Embryo von 30 mm Länge.
Fig. 15. Vereinigung eben derselben Gänge bei einem weiblichen Embryo von 31 mm Länge.
Fig. 16. 15. Urnierensegment der linken Seite eines männlichen Embryo von ungefähr 17 mm Länge in der Ansicht von innen und etwas von vorn
Fig. 17. 25. Urnierensegment desselben Embryo in der Ansicht von innen.
Fig. 18. 5. Urnierensegment eines weiblichen Embryo von 19 mm Länge in der Ansicht von innen.
Fig. 19. 15. Urnierensegment eines männlichen Embryo von 22,5 mm Länge in der Ansicht von innen.
Fig. 20. 25. Urnierensegment desselben Embryo in der gleichen Ansicht.
Fig. 21. 5. Urnierensegment eines männlichen Embryo von 25,3 mm Länge in der Ansicht von innen und etwas von vorn.
Fig. 22. 15. Urnierensegment desselben Embryo in der gleichen Ansicht.
Fig. 23. 25. Urnierensegment desselben Embryo in der gleichen Ansicht.

Tafel XVIII.

Rekonstruktionen der Urnieren von Embryonen von Pristiurus. Dieselben sind so gezeichnet, als ob man die Urnieren von der dorsalen Seite sähe.
Fig. 1. Urnieren eines männlichen Embryo von ungefähr 17 mm Länge.
Fig. 2. Urnieren eines weiblichen Embryo von 19 mm Länge.
Fig. 3. Urnieren eines männlichen Embryo von 22,5 mm Länge.

Tafel XIX.

Von diesen Rekonstruktionen gilt dasselbe, wie von denen der vorigen Tafel.
Fig. 1. Urnieren eines männlichen Embryo von 25,3 mm Länge.
Fig. 2. Rechte Urniere eines weiblichen Embryo von 27 mm Länge.
Fig. 3. Rechte Urniere eines weiblichen Embryo von ungefähr 30 mm Länge.
Fig. 4. Rechte Urniere eines weiblichen Embryo von 31 mm Länge.

Zur Morphologie der Dammmuskulatur.

Ein Nachtrag

von

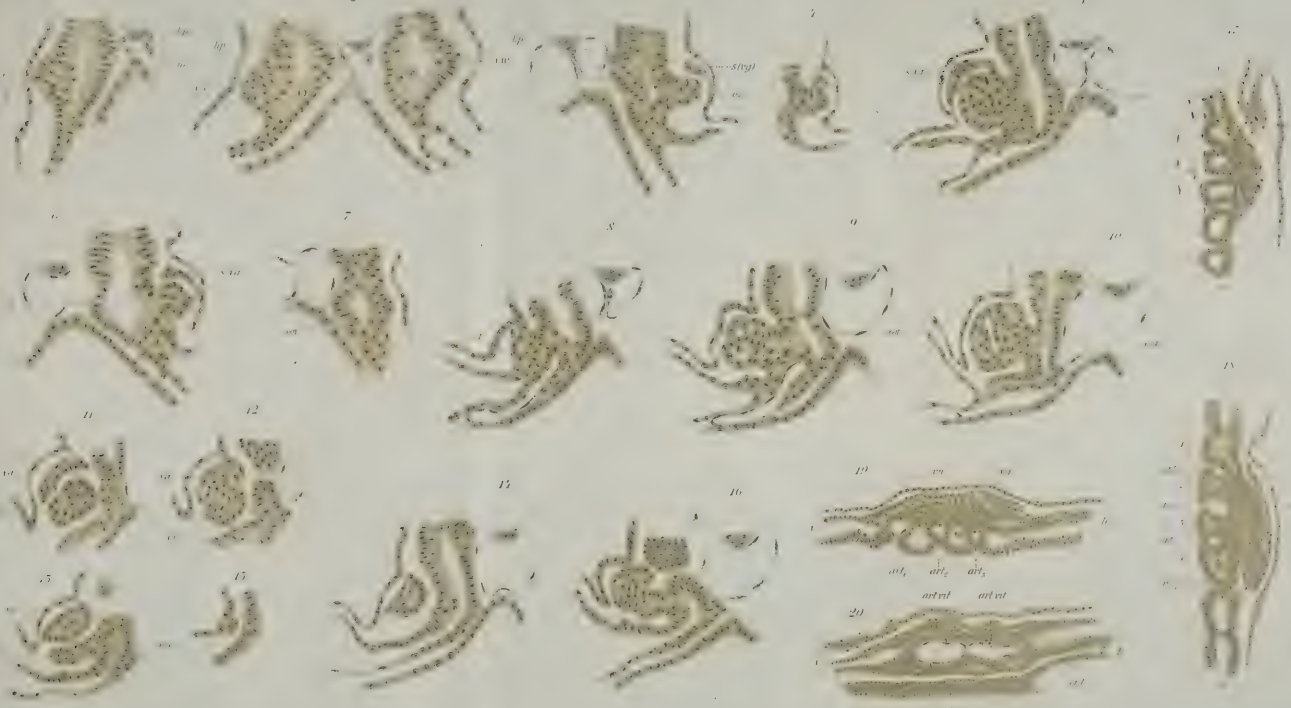
Dr. H. Eggeling,
Assistent an der anatomischen Anstalt der Hochschule Zürich.

In der Zeit seit Einlieferung meiner Abhandlung: »Zur Morphologie der Dammmuskulatur« an die Redaktion des Morphol. Jahrbuchs ist eine Arbeit von Holl[1] erschienen, die sich auf demselben Gebiet bewegt. Auf diese, sowie auf einige andere, noch nicht berücksichtigte Publikationen möchte ich mit einigen Worten eingehen.

Holl beschäftigt sich in seiner letzten, wie in einer früheren kürzeren Mittheilung[2] mit den Homologieverhältnissen und der Genese der menschlichen Perinealmuskulatur. Er beschreibt zunächst einige am M. levator ani, ischio-coccygeus und coccygeus (nach Henle's Bezeichnung) beobachtete Varietäten und vergleicht diese Befunde mit den an Hunden, Katzen und vier Cercopitheciden erlangten Resultaten. Daraus ergiebt sich, dass der M. levator ani aut. des Menschen homolog ist den zur Bewegung des Schwanzes dienenden Mm. ilio-coccygeus und pubo-coccygeus der Säugethiere, wie schon Gegenbaur und Straus-Durckheim angegeben, Kollmann und Lartschneider genauer begründet haben. Außerdem aber weist Holl nach, dass der M. ischio-coccygeus Henle des Menschen nur der ventralen Abtheilung des M. ilio-coccygeus der Thiere entspricht, während die dorsale Abtheilung durch einen abnormen, der Innenfläche des M. coccygeus aufliegenden Muskel repräsentirt wird. Am M. levator ani Henle unterscheidet Holl drei Portionen, zwei innere und eine äußere. Der M. compressor recti umfasst die dorsal vom Rectum in einer sehnigen Platte sich vereinigenden Bündel, eine

[1] M. Holl, Zur Homologie und Phylogenese der Muskeln des Beckenausgangs des Menschen. Anatom. Anzeiger. Bd. XII. Nr. 3. 1896. pag. 57—71.

[2] M. Holl, Zur Homologie der Muskeln des Diaphragma pelvis. Anatom. Anzeiger. Bd. X. Nr. 12. 1894. pag. 395—400.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
s(vg)
art1
art2
art3
art vit
art vit
ddv

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

zweite innere Portion »schickt ihre Bündel zum Centrum tendineum, zum Sphincter ani externus, transversus perinei superficialis und längs der vorderen seitlichen Wand des Mastdarmes mit den Längsbündeln desselben zur Haut des Afters«. Die dritte äußere Portion stellt einen Sphincter recti dar und wird auch als M. pubo-rectalis bezeichnet. Dieser Muskel geht um das Rectum herum und verbindet sich auf dessen Dorsalseite mit der entsprechenden Bildung der anderen Seite in einer Raphe, »so dass also eine Muskelschleife, ein Sphincter entsteht«. Nur der Compressor recti soll dem M. pubo-coccygeus von Hund, Katze und Cercopitheciden homolog sein. Die beiden anderen Portionen fehlen nach Holl den genannten Thieren, finden jedoch ihre Homologa in Befunden bei einer Stute und einem Orang. Die Muskelgestaltung des letzteren weicht in so fern von unseren Präparaten etwas ab, als sich zwischen den längs der Symphyse vom absteigenden Schambeinast und den vom horizontalen Schambeinast entspringenden Fasern ein Zwischenraum findet. Es scheint mir nicht glücklich, dass Holl neben dem Orang zur Illustrirung der Verhältnisse beim Menschen auch den Befund bei einer Stute heranzieht. Es könnte dadurch der Anschein erweckt werden, als ob die Muskelgestaltung der Stute ein Bindeglied zwischen den Verhältnissen bei Katarrhinen und Menschen darböte, was wegen der phylogenetischen Stellung der Hufthiere jedenfalls auch Holl nicht ausdrücken wollte.

Einen glatten M. recto-coccygeus Treitz hat Holl bei allen von ihm untersuchten Thieren im Ganzen übereinstimmend gefunden.

Aus der neuesten Publikation Holl's ist ersichtlich, dass auch er auf Grund meiner Marsupialierbefunde den M. pubo-rectalis als ein Differenzirungsprodukt des M. pubo-coccygeus ansieht. Der einzige Unterschied in unserer Auffassung besteht also darin, dass Holl dem M. pubo-rectalis wegen seiner besonderen Ausbildung und der Versorgung durch ein eigenes Nervenstämmchen eine gewisse Selbständigkeit und Unabhängigkeit gegenüber dem Rest des M. pubo-coccygeus zuertheilt; dahingegen habe ich den M. pubo-rectalis mit dem M. pubo-caudalis, von dem er abstammt, auch in der Beschreibung vereinigt gelassen in dem Bestreben, die Darstellung zu vereinfachen und genetisch Zusammengehöriges möglichst nicht zu trennen.

Holl macht weiterhin einige kurze Angaben über die Anlage des Dreimuskelkomplexes bei Amphibien und Sauropsiden.

Er geht dann über zur Besprechung der aus dem N. pudendus

von außen her innervirten Muskulatur. Entgegen der gewöhnlichen Annahme, dass alle diese Muskeln aus einem M. sphincter cloacae herzuleiten sind, führt Holl aus, dass für die Mm. ischio-cavernosus, pubo-cavernosus und ischio-pubicus »eine solche Genese nicht mit Sicherheit zu ermitteln oder geradezu auszuschließen ist«. Bezüglich des letztgenannten Muskels bin ich nachträglich zu der Überzeugung gelangt, dass derselbe nichts Anderes darstellt als unseren M. transversus urethrae s. ischio-urethralis Ellenberger und Baum. Ich hoffe sowohl für diesen wie für den M. ischio-cavernosus die gemeinsame Abstammung mit den übrigen aus dem N. pudendus innervirten Muskeln verständlich gemacht zu haben. In wie weit der M. levator penis der Marsupialier und der Katarrhinen zu einander und zu dem selten vorkommenden M. pubo-cavernosus des Menschen in Beziehung stehen, ist mir auf Grund des vorliegenden Materials nicht möglich zu entscheiden. Jedenfalls glaube ich auch für den quergestreiften M. levator penis eine Abstammung vom M. sphincter cloacae annehmen zu müssen.

Auch die Mm. transversi perinei superficiales hält Holl nicht für Differenzirungsprodukte des M. sphincter cloacae, sondern für Theile der Mm. pubo-rectales, also einer Portion des M. levator ani aut. Daneben beobachtete Holl aber auch noch aus dem M. sphincter ani sich loslösende Muskelbündel, die am Tuber ossis ischii sich befestigen. Gerade die letzteren benannte ich bei den Anthropoïden als M. transversus perinei. Transversale Bildungen, die von dem M. pubo-coccygeus ausgingen, habe ich bei Thieren nie gesehen.

Im Weiteren schildert Holl die Ableitung der bisher nicht besprochenen Dammmuskeln aus einem M. sphincter cloacae. Er nimmt dabei seinen Ausgang von den Teleostiern und geht über Amphibien und Sauropsiden zu den Mammalia. Holl äußert sich nicht darüber, ob er den von ihm anscheinend zuerst beschriebenen M. sphincter cloacae des Karpfens in Beziehung bringt zu dem Schließmuskel der Anuren. In Rücksicht auf die einseitige Entwicklung der Teleostier erscheint es mir sehr fraglich, ob sich von deren Kloakenmuskulatur Anschlüsse zu höheren Formen werden finden lassen. So weit ich sonst über diese Verhältnisse Anschauungen habe, muss ich den Ausführungen Holl's im Wesentlichen beistimmen. Einige Meinungsdifferenzen möchte ich jedoch nicht unerwähnt lassen.

Holl nimmt an, dass bei den höheren Thieren, von den Marsupialiern an, eine oberflächliche und eine tiefe Sphincterschicht be-

stehe. Aus ersterer soll neben dem M. sphincter ani externus superficialis auch der M. bulbo-cavernosus sowie der abnorme M. ischio-bulbosus entstehen. Diese Annahme Holl's steht im Gegensatz zu meinen Angaben. Die von mir beschriebene oberflächliche Schicht bleibt stets ein rein subcutaner Muskel und bildet sich bei höheren Thieren und beim Menschen stark zurück. M. bulbo-cavernosus und M. sphincter ani externus erscheinen bei mir als Differenzirungsprodukte einer und derselben tiefen Schicht, des M. sphincter cloacae externus, im Gegensatz zum subcutaneus. Der M. urethralis ist eine Fortsetzung des M. bulbo-cavernosus in die Tiefe. Aus Holl's Darstellung der Befunde beim Kaninchen und Meerschweinchen scheint mir hervorzugehen, dass die Verschiedenheit unserer Auffassung lediglich in der verschiedenen Vertheilung der beiden Schichten beruht. Mein M. sphincter cloacae subcutaneus ist nur ein Theil von Holl's oberflächlicher Schicht, nämlich diejenigen Fasern, welche an der Haut sich befestigen. Den Rest, aus dem die äußeren Lagen des M. bulbo-cavernosus und sphincter ani externus hervorgehen, fasste ich mit Holl's tiefer Schicht zu meinem M. sphincter cloacae externus zusammen. Bezüglich der Bildung des M. bulbo-cavernosus bin ich zu denselben Resultaten gelangt wie Holl.

Während ich an meinen Präparaten nie einen deutlichen Zusammenhang des M. sphincter cloacae externus resp. seiner Differenzirungsprodukte dorsalwärts mit dem Schwanze sowie ventralwärts mit dem Becken constatiren konnte, führt Holl aus, dass ein solcher ursprünglich vorhanden gewesen ist.

Lartschneider[1] hat neuerdings behauptet, »dass sich der M. pubo-coccygeus und ilio-coccygeus (portio pubica und portio iliaca des M. levator ani des Menschen) immer mehr von einander entfernen, je weiter man in der Säugethierreihe zurückgreift«. Er sucht dann zu beweisen, dass der M. pubo-coccygeus zugleich mit dem M. sphincter ani externus, bulbo-cavernosus und ischio-cavernosus aus dem M. cutaneus maximus entstanden ist, der M. ilio-coccygeus dagegen genetisch zu einer Gruppe von Skeletmuskeln gehört, »welche man an der ventralen Fläche des Schwanztheiles der Wirbelsäule bei den einzelnen Säugethieren trifft«.

---

[1] J. Lartschneider, Zur vergleichenden Anatomie des Diaphragma pelvis. in: Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. CIV. Abth. III. Juli 1895. pag. 160—190.

Kurzer Auszug in: Anz. der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien. Math.-naturw. Klasse. 1895. pag. 185—188.

Holl hat sich bereits mit dieser Arbeit beschäftigt und deren Ergebnisse in einer Weise besprochen, der ich durchaus beipflichte. Zur Rechtfertigung meines Standpunktes möchte ich jedoch nochmals darauf eingehen.

Was zunächst den M. pubo-coccygeus betrifft, so fällt schwer ins Gewicht, dass Lartschneider die Innervation gänzlich unberücksichtigt lässt. Es erscheint bedenklich, den M. ilio-coccygeus und pubo-coccygeus, die beide ihre Nerven von innen her aus dem Plexus ischiadicus erhalten, von einander zu trennen und den letztgenannten Muskel genetisch mit einer Gruppe zusammenzufassen, die von außen her aus dem N. pudendus innervirt wird.

Ferner ist die Auswahl des Materials, die Lartschneider trifft, nicht einwandsfrei. Er geht für die Ableitung der Dammmuskulatur vom Kaninchen aus und schreitet von hier zu den Edentaten, Marsupialiern, Carnivoren, Prosimiern und Primaten fort. Eine solche Reihenfolge entspricht nicht der Stellung dieser Formen im Stammbaum. Ferner ist zu berücksichtigen, dass man für die Beurtheilung von Schwanzmuskeln nicht von Thieren ausgehen kann, deren Schwanz in Reduktion sich befindet. Dies ist aber beim Kaninchen eben sowohl wie bei den kurzschwänzigen Edentaten, die gerade die Grundlage für Lartschneider's Ausführungen bieten sollen, der Fall.

Was Lartschneider an Thatsachen anführt, widerspricht nicht meinen Annahmen. Aus der Reduktion des Schwanzes ist die geringe Ausbildung oder sogar das Fehlen einzelner Theile der Schwanzmuskulatur, wie eben beim Kaninchen und den kurzschwänzigen Edentaten, wohl verständlich. (Übrigens hat Holl nachgewiesen, dass das Kaninchen doch noch Reste eines M. pubo-coccygeus besitzt.) Dasselbe gilt auch von den Befunden beim Reh und beim Pferde. Dass bei den untersuchten Hufthieren der schwache M. pubo-coccygeus in enger Verbindung mit dem M. sphincter ani steht, braucht durchaus nicht als ein primitiver Befund angesehen zu werden. Vielmehr entspricht derselbe unseren Beobachtungen bei einzelnen Carnivoren und den Primaten, bei welchen allmählich ein Theil des M. pubo-coccygeus in Beziehung zum Rectum tritt. Der mit dem Schwanz in Verbindung stehende Haupttheil des Muskels hat sich bei den genannten Hufthieren zugleich mit dem Organ, in dessen Dienst er steht, zurückgebildet. Wenn wir aber hierin bei den Hufthieren keinen primitiven Zustand anerkennen wollen, so können wir dies doch an anderer Stelle thun. Nämlich der innige Zusammenhang zwischen M. bulbo-cavernosus, sphincter ani externus

und ischio-cavernosus, wie er von LARTSCHNEIDER geschildert wird, erscheint mir als ein ursprünglicher und ist wichtig für meine Annahme der gemeinsamen Abstammung dieser drei Muskeln.

Aus welchen Gründen LARTSCHNEIDER zu der Benennung des M. bulbo-cavernosus des Kaninchens gelangt ist, wurde mir weder aus der Beschreibung noch aus der Abbildung ersichtlich.

Die Vermuthung, dass ein Sehnenbogen, der bei den langschwänzigen Edentaten dem Ursprung des M. pubo-coccygeus angehört und von unten her Arteria und Vena obturatoria sowie den Nervus obturatorius beim Eintritt in den Canalis obturatorius umfasst, homolog sei dem Arcus tendineus des Levator ani des Menschen, lässt sich wohl kaum aufrecht erhalten. Letzterer Sehnenbogen gehört zum Ursprungsgebiet des M. ilio-coccygeus und hat keinerlei Beziehungen zu den in den Canalis obturatorius eintretenden Gefäßen und Nerv.

Der zweiten Annahme LARTSCHNEIDER's, dass der M. ilio-coccygeus abzuleiten ist von der auf der Ventralfläche der Schwanzwirbelsäule lagernden Schwanzbeugemuskulatur, schließe ich mich gern an, wie auch aus meiner Arbeit hervorgeht[1]. Nur muss ich HOLL Recht geben, wenn er zeigt, dass LARTSCHNEIDER seine Annahme nicht genügend begründet hat; allerdings führt er auch einen Befund an, der sehr in Rechnung zu ziehen ist. LARTSCHNEIDER will das allmähliche Entstehen des M. ilio-coccygeus zeigen und geht auch hierbei wieder vom Kaninchen aus; von hier schreitet er fort zum Reh, Pferd und kurzschwänzigen Edentaten und gelangt endlich zu den Befunden bei langschwänzigen Edentaten, Marsupialiern, Carnivoren, Prosimiern und Primaten. Auch hier gilt wieder, was bereits oben ausgeführt wurde: Einmal ist die verwandtschaftliche Stellung der einzelnen Thierformen unter einander nicht genügend berücksichtigt, andererseits kann man bei der Beurtheilung von Schwanzmuskeln unmöglich von den Befunden bei Thieren mit reducirtem Schwanz ausgehen. Als sehr wichtig muss ich jedoch nach LARTSCHNEIDER's Beschreibung die Verhältnisse bei Myrmecophaga tamandua ♂ ansehen. Dessen M. flexor caudae tertius, so weit er am Darmbein entspringt, ist nichts Anderes als der M. ilio-coccygeus, der hier noch in viel engerer Verbindung mit den Mm. flexores caudae steht, als ich je zu beobachten Gelegenheit hatte.

[1] Vgl. l. c. pag. 620.

Die Frage, in wie weit der M. sphincter cloacae externus und dessen Differenzirungsprodukte mit dem M. cutaneus maximus in Beziehung stehen, scheint mir durch LARTSCHNEIDER's Untersuchungen noch nicht erledigt. HOLL hat bereits darauf hingewiesen, dass RUGE bei Monotremen einen M. sphincter cloacae subcutaneus und externus genetisch von einander trennt.

Zürich, den 1. Oktober 1896.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Morphologisches
JAN 1 2 1938
OCT 4
AUG 5. 195

AMNH LIBRARY
100130356